

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

**Diferencias genéticas entre poblaciones de *Tribolium*
Castaneum para caracteres cuantitativos**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Miguel Ángel Toro Ibañez

Madrid, 2015

T 57S. 17
TOR
dif

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

BIBLIOTECA UCM



5306072745

DIFERENCIAS GENÉTICAS ENTRE POBLACIONES DE TRIBOLIUM
CASTANEUM PARA CARACTERES CUANTITATIVOS.

M E M O R I A

que para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas

P R E S E N T A

MIGUEL ANGEL TORO IBAÑEZ

MADRID 1978



R.23.223

I N D I C E

	<u>PAGINA</u>
INTRODUCCION.	1
POBLACIONES SINTETICAS: ASPECTOS TEORICOS.	2
1. Frecuencias genotípicas.	2
2. Variabilidad genética y respuesta a corto plazo. ..	5
A. Modelos de un locus.	5
B. Modelos de dos loci.	8
C. Modelos de múltiples loci.	9
3. Elección de las poblaciones base.	11
4. Estrategia a largo plazo: formación de la población Sintética.	13
5. Estrategia a largo plazo a partir de una población Sintética.	15
ANIMALES EXPERIMENTALES.	17
1. Diferencias genéticas entre poblaciones.	17
2. Diferencias genéticas entre líneas seleccionadas...	19
A. Utilización de las diferencias genéticas entre líneas seleccionadas.	19
B. Introducción de material genético nuevo a partir de poblaciones sin seleccionar.	22
ESPECIES DOMESTICAS.	24
1. Comparación de parámetros genéticos.	24
2. Utilización de diferencias genéticas entre poblaciones.	25
POBLACIONES NATURALES Y DE LABORATORIO.	30
OBJETIVOS DEL PRESENTE TRABAJO.	35
ALGUNOS PROBLEMAS EN LA ESTIMA DE HEREDABILIDADES DE CARACTERES CUYA DISTRIBUCION NO ES NORMAL.	37
1. Estima de la heredabilidad por análisis de varianza	41
2. Estima de la heredabilidad por regresión.	46
3. Conclusiones.	51
MATERIAL Y METODOS.	52
MATERIAL EXPERIMENTAL.	52

	<u>PAGINA</u>
DISEÑO EXPERIMENTAL.	54
Experimento I.	54
a) Origen de las líneas.	54
b) Estudio del comportamiento de los parámetros peso y puesta en condiciones de laboratorio. ...	55
Experimento II.	56
a) Origen de las estirpes.	56
b) Estima de parámetros en la población base.	57
c) Formación de las subpoblaciones.	58
d) Selección intralíneas.	59
e) Estrategias de cruzamientos entre líneas selec- cionadas.	59
MÉTODOS ESTADÍSTICOS.	64
Prueba de Barlett de homogeneidad de varianzas.	64
Prueba Q de Burr - Foster de homogeneidad de varian- zas.	64
Prueba χ^2 como estima de la calidad de ajuste a una distribución normal.	65
Prueba F-asim para comparación de medias.	65
Análisis de regresión.	66
Análisis de varianza para estimar la heredabilidad.	67
Diseño óptimo para estimar la heredabilidad.	68
Análisis de la variabilidad de la respuesta a la selección.	69
Estima de la heredabilidad realizada.	72
Cálculo del coeficiente de consanguinidad a través del tamaño efectivo.	74
Cálculo del coeficiente de consanguinidad a través de genealogías.	75
Prueba de la linealidad de la recta de regresión... ..	76
Comparación de las pendientes de varias rectas de regresión.	77
RESULTADOS.	80
EXPERIMENTO I.	80
1. Parámetros de las poblaciones silvestres.	80
a.- Generación 00.	80
b.- Generación 0.	83

	<u>PAGINA</u>
b. 1. Peso de pupa.	83
b. 2. Peso de adulto.	87
b. 3. Puesta de hembras vírgenes.	87
2. Evolución de los parámetros durante el proceso de adaptación a las condiciones de laboratorio.	92
a.- Poblaciones mantenidas en pocillos individuales	92
b.- Poblaciones mantenidas en cajas.	101
c.- Selección divergente para peso de pupas hembras	105
EXPERIMENTO II.	120
1. Estima de los parámetros de la población base.	120
2. Evolución de los parámetros durante la selección: generaciones 0-11.	123
3. Variabilidad de la respuesta a la selección.	141
4. Evolución de los parámetros durante la selección: generaciones 12-19.	144
5. Evolución de los parámetros durante la selección: generaciones 20-29.	155
DISCUSION.	175
EXPERIMENTO I.	175
EXPERIMENTO II.	179
RESUMEN Y CONCLUSIONES.	187
AGRADECIMIENTO.	189
BIBLIOGRAFIA.	190
APENDICE.	

* * * * *

INTRODUCCION

La presente Introducci3n est3 dividida en cuatro apartados. En el primero de ellos se revisa la informaci3n existente sobre la formaci3n y selecci3n en poblaciones sint3ticas desde un punto de vista te3rico exclusivamente. Estos resultados est3n basados tanto en el desarrollo de modelos matem3ticos para sistemas de uno o dos loci, como en el estudio de sistemas m3s complejos por medio de simulaci3n en computador. Algunos de estos resultados han sido completados por nosotros por c3lculo num3rico en computador.

En el segundo apartado se resumen brevemente aquellos experimentos con animales de laboratorio, relevantes para nuestro estudio, fundamentalmente en lo que respecta a la superaci3n de los l3mites a la selecci3n artificial por cruzamientos entre l3neas seleccionadas y la introducci3n de material gen3tico nuevo en poblaciones altamente seleccionadas a partir de poblaciones sin seleccionar.

En el apartado siguiente se da alguna informaci3n sobre la problem3tica de las poblaciones sint3ticas (razas nuevas), en las especies dom3sticas de inter3s ganadero, en el contexto actual de la mejora gen3tica.

Por 3ltimo, el apartado cuarto trata de la comparaci3n entre poblaciones naturales y de laboratorio en distintas especies animales y se hacen algunas consideraciones sobre el proceso de domesticaci3n, consider3ndolo como un caso particular de adaptaci3n a condiciones ambientales homog3neas.

1. Frecuencias genotípicas

La forma, tal vez más sencilla, de estudiar las poblaciones sintéticas desde el punto de vista de sus frecuencias genotípicas es utilizando el principio de WAHLUND (1928).

Consideremos un locus bialélico A_1A_2 en n poblaciones y sea p_i la frecuencia del alelo A_1 en la población i . Las frecuencias genotípicas de la población sintética resultante del cruzamiento en panmixia de estas n poblaciones son:

$$A_1A_1 \quad \bar{p}^2 = \overline{p^2} - \sigma_p^2$$

$$A_1A_2 \quad 2\bar{p}\bar{q} = 2\overline{pq} + 2\sigma_p^2$$

$$A_2A_2 \quad \bar{q}^2 = \overline{q^2} - \sigma_p^2$$

Siendo \bar{p} y σ_p^2 la media y la varianza, respectivamente de la variable p_i , y $\overline{p^2}$, \overline{pq} y $\overline{q^2}$ las medias de las variables p_i^2 , p_iq_i y q_i^2 , respectivamente.

Si sólo consideramos dos poblaciones (1 y 2)

$$\sigma_p^2 = \frac{(p_1 - p_2)^2}{4}$$

Para el caso de un locus multialélico NEI (1965) ha establecido una generalización del principio de WAHLUND.

Suponiendo k poblaciones, con s alelos $A_1, A_2 \dots A_s$ y que la frecuencia del alelo A_j en la población i sea $p_j^{(i)}$, las frecuencias de los genotipos A_jA_j y A_jA_k en la población sintética son:

$$f(A_jA_j) = \bar{p}_j^2 - \sigma_j^2$$

$$f(A_jA_k) = 2\overline{p_jp_k} + 2\sigma_{jk}$$

Siendo

$$\sigma_j^2 = \frac{\sum_{i=1}^k (p_j^{(i)} - \bar{p}_j)^2}{k}$$

$$\sigma_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^k (p_j^{(i)} - \bar{p}_j)(p_k^{(i)} - \bar{p}_k)}{k}$$

Es claro que si bien la frecuencia de algunos heterocigotos puede disminuir, en conjunto, su frecuencia aumenta frente a la frecuencia media de éstos en las poblaciones parentales.

En el caso de dos loci bialélicos A_1-A_2 y B_1-B_2 independientes las fórmulas apropiadas han sido desarrolladas por SINNOCK (1975).

Sean k poblaciones, cada una de ellas en equilibrio y sean $g_{i1}, g_{i2}, g_{i3}, g_{i4}$ las frecuencias de los gametos $A_1B_1, A_1B_2, A_2B_1, A_2B_2$, en la población i .

En la población Sintética las frecuencias de los distintos genotipos son

$$(\bar{g}_j)^2 = \overline{g_j^2} - V(g_j)$$

$$2\bar{g}_j\bar{g}_k = 2\overline{g_jg_k} + 2\text{Cov}(g_jg_k)$$

siendo

$$\bar{g}_j = \frac{\sum_{i=1}^k g_{ij}}{k}$$

$$V(g_j) = \frac{\sum_{i=1}^k (g_{ij} - \bar{g}_j)^2}{k}$$

$$\text{Cov}(g_j, g_k) = \frac{\sum_{i=1}^k (g_{ij} - \bar{g}_j)(g_{ik} - \bar{g}_k)}{k}$$

El valor del desequilibrio de ligamiento D es

$$D_s = \bar{D} - \{ \text{Cov}(g_1, g_4) - \text{Cov}(g_2, g_4) \}$$

o lo que es lo mismo

$$D_s = \bar{D} + \text{Cov}(p_i, p'_i)$$

siendo p_i y p'_i las frecuencias de los alelos A_1 y B_1 en la población i .

En el caso de sólo dos poblaciones siendo p_1 y p'_1 las frecuencias de los alelos A_1 y B_1 en la población 1 y p_2 y p'_2 las de la población 2:

$$D_s = \frac{D_1 + D_2}{2} = \frac{(p_1 - p_2)(p'_1 - p'_2)}{4} \quad \{1\}$$

En general, con la formación de la población sintética el desequilibrio de ligamiento puede aumentar o disminuir con respecto al valor medio \bar{D} en las poblaciones parentales. Como ya señalaron NEI y LI (1973) el desequilibrio de ligamiento de la sintética puede ser cero sin serlo en las poblaciones parentales y viceversa.

En los cálculos anteriores hemos supuesto que la sintética se forma en una sola generación por apareamiento al azar de las poblaciones parentales. Sin embargo, cuando disponemos de sólo dos poblaciones puede hacerse también en dos generaciones en forma de una población F_2 . En este último caso es fácil deducir que las frecuencias gaméticas son:

$$A_1 B_1 \quad \bar{g}_1 - m(2D_s - \bar{D})$$

$$A_1 B_2 \quad \bar{g}_2 + m(2D_s - \bar{D})$$

$$A_2 B_1 \quad \bar{g}_3 + m(2D_s - \bar{D})$$

$$A_2 B_2 \quad \bar{g}_4 - m(2D_s - \bar{D})$$

siendo m la frecuencia de recombinación.

El desequilibrio de ligamiento de la F_2 es

$$D_{F_2} = D_S - m\{2D_S - \bar{D}\} = D_S(1-2m) + c\bar{D}$$

Si no hay recombinación ni selección en la F_1 , las dos estrategias de construir la sintética son idénticas para este modelo.

2. Variabilidad genética y respuesta a corto plazo

A. Modelos de un locus.-

Consideremos dos poblaciones en equilibrio panmítico para un locus bialélico A_1A_2 , que se cruzan para formar una sintética. Si llamamos p_1 y p_2 a las frecuencias del alelo A_1 en cada una de las poblaciones parentales y a , d y $(-a)$ los valores genotípicos de A_1A_1 , A_1A_2 y A_2A_2 , los valores medios de las dos poblaciones parentales para los distintos parámetros genéticos serán:

$$\bar{M} = (\bar{p} - \bar{q})a + d(p_1q_1 - p_2q_2)$$

$$\bar{V}_A = p_1q_1\alpha_1^2 + p_2q_2\alpha_2^2$$

$$\bar{V}_D = 2(dp_1q_1)^2 + 2(dp_2q_2)^2$$

$$\bar{V}_G = a^2 + (p_1q_1 + p_2q_2)(d^2 - a^2) - \frac{1}{2}M_1^2 - \frac{1}{2}M_2^2$$

donde M , V_A , V_D y V_G son media, varianza aditiva, varianza dominante y varianza genotípica respectivamente y llamando α al efecto de sustitución de un gen de valor

$$\alpha = a + d(q - p)$$

El valor de estos mismos parámetros en la población sintética será:

$$M = a(\bar{p} - \bar{q}) + 2d\bar{p}\bar{q}$$

$$V_A = 2\bar{p}\bar{q}\bar{\alpha}^2 = 2pq \left(\frac{\alpha_1 + \alpha_2}{2} \right)^2$$

$$V_D = (2\bar{p}\bar{q}d)^2$$

$$V_G = a^2 + 2\bar{p}\bar{q}(d^2 - a^2) - M_S^2$$

La diferencia entre la población sintética y la media de las poblaciones parentales es

$$M_S - \bar{M} = \frac{1}{2} d(p_1 - p_2)^2$$

resultado muy conocido y que indica que en la sintética (o F_2) se mantiene la mitad de la heterosis de la F_1 .

Para las varianzas estas diferencias son:

$$V_{A_S} - \bar{V}_A = 2\bar{p}\bar{q}\bar{\alpha}^2 - p_1q_1\alpha_1^2 - p_2q_2\alpha_2^2$$

$$V_{D_S} - \bar{V}_D = 4\bar{p}^2\bar{q}^2d^2 - 2d^2(p_1^2q_1^2 + p_2^2q_2^2)$$

$$V_{G_S} - \bar{V}_{G_S} = (d^2 - q^2)(2\bar{p}\bar{q} - p_1q_1 - p_2q_2) + \frac{1}{2}(M_1^2 + M_2^2 - 2M_S^2)$$

Por medio de cálculo numérico en computador es fácil establecer los siguientes resultados

- a) Siempre que $p_1 = p_2$, esto es que las frecuencias alélicas de las dos poblaciones sean idénticas la diferencia para cualquier tipo de varianza es nula.
- b) La diferencia entre las varianzas dominantes es positiva siempre que $0,25 \leq \bar{p} \leq 0,75$. El valor máximo de esta diferencia se presenta cuando un alelo está fijado en una población y ausente en la otra.
- c) La diferencia entre las varianzas aditivas es positiva para todo valor de $-0,2 \leq d \leq 0,2$ cualquiera que sean las frecuencias génicas. Y para cualquier valor de d siempre que el alelo recesivo esté fijado en una de las dos poblaciones, esté o no ausente en la otra. Por otra parte, es en estas circunstan-

cias cuando la diferencia toma valores máximos. Esta diferencia es también positiva si la frecuencia media del alelo recesivo es menor de 0,5.

d) Para la diferencia entre las varianzas genotípicas aplican las mismas conclusiones del apartado anterior.

En el caso de aditividad $d = 0$

$$M_S = \bar{M}$$

$$V_{A_S} - \bar{V}_A = \frac{(p_1 - p_2)^2}{2} \cdot a^2$$

y la diferencia entre las varianzas genéticas será siempre positiva y máxima cuando un alelo esté fijado en una población y ausente en la otra.

Para el caso de k poblaciones en equilibrio de Hardy-Weinberg.

$$M_S - \bar{M} = 2d\sigma_p^2$$

es decir la diferencia entre la media de la población sintética y la media de las poblaciones parentales incrementa conforme aumenta σ_p^2 siempre que exista dominancia.

La diferencia entre las varianzas genéticas será en este caso

$$V_{G_S} - \bar{V}_G = 2\sigma_p^2(d^2 - a^2) + \sigma_M^2 + \bar{M}^2 - M_S^2$$

En el caso de un locus con múltiples alelos siendo $p_j^{(1)}$ y $p_j^{(2)}$ las frecuencias del alelo A_j en cada una de las poblaciones parentales

$$M_S - \bar{M} = \frac{1}{4} \sum_{i,j} (p_j^{(1)} - p_j^{(2)}) (p_j^{(2)} - p_j^{(1)}) g_{ij}$$

siendo g_{ij} el valor del genotipo $A_i A_j$

Como ha demostrado CRESS (1966) esta diferencia puede tomar valores negativos incluso en el caso de sobredominancia. Es fácil desarrollar en este caso las fórmulas para las diferencias en varianzas pero los resultados no tienen generalidad.

B. Modelos de dos loci.-

Vamos a tratar un sistema de dos loci bialélicos sin epistasia en la que los valores genotípicos para cada locus son

A_1A_1	a	B_1B_1	c
A_1A_2	d	B_1B_2	h
A_2A_2	-a	B_2B_2	-c

Sean las frecuencias de los gametos A_1B_1 , A_1B_2 , A_2B_1 , A_2B_2 , r, s, t y u respectivamente. Y p la frecuencia del alelo A_1 y p' la del B_1 .

En un sistema de este tipo los parámetros genéticos son

$$M = a(p-q) + 2dpq + c(p'-q') + 2hp'q'$$

$$V_A = 2pq\alpha^2 + 2p'q'\alpha'^2 + 4D\alpha\alpha'$$

$$V_D = 4p^2q^2d^2 + 4p'^2q'^2h^2 + 8D^2dh$$

$$V_G = V_A + V_D$$

siendo $\alpha = a + d(q-p)$

$$\alpha' = c + h(q'-p')$$

$$D = ru - st$$

Si consideramos dos poblaciones 1 y 2 y la sintética formada por ellas las diferencias entre los parámetros genéticos de la sintética y de la media de las poblaciones parentales son

$$M_S - \bar{M} = \frac{1}{2} d(p_1 - p_2)^2 + \frac{1}{2} h(p'_1 - p'_2)^2$$

$$V_{A_S} - \bar{V}_A = 2\bar{p}\bar{q}\bar{\alpha}^2 + 2\bar{p}'\bar{q}'\bar{\alpha}'^2 + 4D_S\bar{\alpha}\bar{\alpha}' - p_1q_1\alpha_1^2 - p'_1q'_1\alpha_1'^2 - p_2q_2\alpha_2^2 - p'_2q'_2\alpha_2'^2 - 2D_1\alpha_1\alpha_1' - 2D_2\alpha_2\alpha_2'$$

$$V_{D_S} - \bar{V}_D = 4\bar{p}^2\bar{q}^2d^2 + 4\bar{p}'^2\bar{q}'^2h^2 + 8D_S^2hd - 2p_1^2q_1^2d^2 - 2p_1'^2q_1'^2h^2 -$$

$$-4D_1^2hd-2p_2^2q_2^2d^2-2p_2'q_2'h^2-4D_2^2hd$$

Donde los subíndices 1 y 2 refieren a cada una de las poblaciones parentales.

En el caso de aditividad

$$M_S - \bar{M} = 0$$

$$V_{A_S} - \bar{V}_A = \frac{1}{2} (p_1 - p_2)^2 a^2 + \frac{1}{2} (p_1' - p_2')^2 c^2 + 4ac(D_S - \bar{D})$$

Sustituyendo $D_S - \bar{D}$ por su valor {1}

$$V_{A_S} - \bar{V}_A = \frac{1}{2} \{ (p_1 - p_2)a + (p_1' - p_2')c \}^2$$

que es siempre positiva.

Si la sintética hubiese sido formada como una F_2 y $\bar{D} = 0$

$$V_{AF_2} - \bar{V}_A = \frac{1}{2} \{ (p_1 - p_2)a + (p_1' - p_2')c \}^2 - 2acm(p_1 - p_2)(p_1' - p_2')$$

diferencia que también es positiva.

Desde este punto de vista la sintética formada por cruzamientos al azar de las poblaciones parentales presenta ventaja sobre la F_2 si las diferencias entre las frecuencias génicas de las dos poblaciones son del mismo signo en los dos loci.

Si hay recombinación libre $m = 0,5$

$$V_{AF_2} - \bar{V}_A = \frac{1}{2} (p_1 - p_2)^2 a^2 + \frac{1}{2} (p_1' - p_2')^2 c^2$$

que siempre es inferior a $V_{A_S} - \bar{V}_A$ a no ser que $D_S = 0$.

C. Modelos de múltiples loci.

HOWE y JAMES (1973) establecieron que, suponiendo aditividad, haya o no desequilibrio de ligamiento, la varianza genotípica de una población sintética formada a partir de k poblaciones es

$$\sigma_G^2 = \sigma_{G_w}^2 + \frac{1}{2} \sigma_{G_B}^2$$

siendo $\sigma_{G_w}^2$ la varianza genotípica dentro de las poblaciones y $\sigma_{G_B}^2$ la varianza genotípica entre poblaciones. Este resultado es válido siempre que no exista correlación de las frecuencias génicas en diferentes loci en diferentes poblaciones lo cual no tiene por qué ser cierto y no lo es cuando deliberadamente elegimos una línea alta y otra baja como parentales de la línea sintética.

Si consideramos el caso de dos poblaciones parentales que difieren en la frecuencia génica de n loci aditivos de igual efecto $p_i - p'_i = y_i$ e ignoramos la complicación del ligamiento (y que $D_s = 0$) la diferencia entre la varianza de la sintética y la media de las poblaciones parentales puede expresarse de la forma

$$V_{A_s} - \bar{V}_A = \frac{a^2}{2} \left\{ nV_y + \frac{D^2}{4n} \right\}$$

siendo D la diferencia entre las medias de las dos poblaciones. Esta expresión indica que cuantos más loci contribuyen al carácter menor es la diferencia entre V_{A_s} y \bar{V}_A para el mismo valor de D .

Es interesante examinar hasta qué punto son predecibles estas diferencias entre la heredabilidad de la población sintética y la media de las heredabilidades de las poblaciones parentales. DE VICENTE (1976) por métodos de simulación en computador ha establecido, en un modelo totalmente aditivo, que solamente cuando las diferencias medias en frecuencias génicas son mayores de 0,3, si el coeficiente de heredabilidad está entre 0,2 y 0,4 y se estima con un error del orden de 0,02-0,04 seríamos capaces de predecir la superioridad de la población sintética. Y si el error típico de la estima es del orden de 0,1 la superioridad de la población sintética sólo aparece como predecible para diferencias medias en frecuencias génicas del orden de 0,7. Concluye desde este punto de vista que la formación de una población sintética será una empresa arriesgada, por la imposibilidad práctica, en la mayor parte de las situaciones de predecir

si su valor genético es digno de consideración o no.

3. Elección de las poblaciones base.

Si en un programa de mejora disponemos de K poblaciones con T individuos por población y debemos seleccionar S individuos para formar nuestra población base, existen dos posibles estrategias tal como ha sido establecido por JAMES (1966): o tratar de identificar la población de valor mejorante medio más alto y de ella seleccionar los S individuos (método 1) o seleccionar una proporción $p = S/KT$ de cada población (método 2). Este segundo método es mejor, considerando la respuesta en una generación si

$$\phi rh < \frac{h^2 \log K}{1,25 + \log K}$$

siendo

r = Correlación entre los valores fenotípicos medios y los valores mejorantes medios de las poblaciones de que disponemos.

ϕ = Cociente entre la varianza genotípica inter e intra poblacional.

h^2 = Heredabilidad intrapoblacional.

Esta fórmula sólo se aplica para aditividad y ausencia de interacción genotipo-medio.

Naturalmente si existen combinaciones epistáticas coadaptadas en las distintas poblaciones podrían perderse por recombinación con la segunda estrategia. JACKSON y JAMES (1970) consideraron el mismo problema pero a más largo plazo. Si la selección se prosigue t generaciones con intensidad i el método 2 será más ventajoso si

$$\phi rh < \frac{h^2 \log K}{1,25 + \log N} + \frac{n i B h^2}{1 + 0,8 \log K}$$

siendo

$$B = \left\{ \left(1 + \frac{1}{2} \phi^2\right) \left(1 + \frac{1}{2} \phi^2 h^2\right)^{-1/2} - 1 \right\}$$

Aplicando estas fórmulas a datos de producción de lana y conformación en poblaciones australianas de Merino concluyen que disponiendo de medidas precisas de los valores mejorantes medios de las poblaciones el método 1 es superior al 2 si se considera un solo carácter y la respuesta en una sola generación. Al considerar la respuesta a más largo plazo el método 2 es superior al 1 y para menos de tres generaciones si no existen estimas adecuadas de r . Y si consideramos varios caracteres la selección entre poblaciones es en general superior a causa de la tendencia general de las correlaciones genéticas desfavorables a ser mas fuertes que las favorables. En cualquier caso las fórmulas anteriores aplican sólo en caso de aditividad, equilibrio de ligamiento y suponiendo que la selección tiene poco efecto sobre la varianza genética. HOWE y JAMES (1973) introducen una nueva estrategia (método 3) en la que la sintética está formada por S/K individuos elegidos al azar de cada una de las poblaciones disponibles. Respecto a esta estrategia, la sintética formada por el método 2 presenta una disminución de la varianza genotípica en una cantidad de $\frac{1}{2} h^2 i (i - \bar{x}) \sigma_{G_w}^2$ siendo i la intensidad de selección aplicada en cada población y x la abcisa en el punto de truncación. Si lo que interesa es un aumento del valor mejorante inicial es preferible el método 2 pero si lo que interesa es un aumento de la varianza genética es preferible el método 3.

4. Estrategia a largo plazo: formación de la población Sintética.

Sea $\overline{u(p)}$ la media de las probabilidades de fijación en las dos poblaciones parentales y $u(\bar{p})$ la probabilidad de fijación en la Sintética. Suponiendo que las tres poblaciones tienen el mismo tamaño N

$$u(\bar{p}) - \overline{u(p)} = \left[\int_{p_2}^{\bar{p}} G(x) dx - \int_{\bar{p}}^{p_1} G(x) dx \right] / 2 \int_0^1 G(x) dx$$

donde

$$G(x) = e^{-2Nsx\{d(1-x)+1\}}$$

siendo d la ventaja selectiva de A_1A_2 sobre A_2A_2 y s la diferencia entre los coeficientes de selección de los dos homocigotos en el locus considerado. Esta expresión es siempre positiva porque $G(x)$ es continua y monótonamente decreciente en el intervalo $0 < x < 1$.

Para genes aditivos, utilizando la aproximación de ROBERTSON (1960) y suponiendo que las poblaciones parentales tienen tamaño N y la sintética $2N$

$$u(\bar{p}) - \overline{u(p)} = Ns(\bar{p}\bar{q} + \frac{(p_1-p_2)^2}{4}) + \dots$$

que es siempre positiva incluso si las poblaciones parentales tienen la misma frecuencia. Si la sintética es también de tamaño N

$$u(\bar{p}) - \overline{u(p)} = Ns \frac{(p_1-p_2)^2}{4}$$

es decir el límite es el mismo si no existen diferencias en frecuencias génicas.

Para genes no aditivos una solución aproximada para pequeños valores de Ns es

$$u(\bar{p}) - \overline{u(p)} = Ns\bar{p}\{2(1-\bar{p}^2)/3 + (p_1-p_2)^2/2\} + \dots$$

En general para k poblaciones si el tamaño de la sintética es KN

$$u(\bar{p}) - \overline{u(p)} = Ns\{2(K-1)\bar{p}(1-\bar{p})^2/3 + m_3 + 3\bar{p}\sigma_p^2/K\} + \dots$$

Y si el tamaño es N

$$u(\bar{p}) - \overline{u(p)} = 2Ns(m_3 + 3\bar{p}\sigma_p^2)/3K + \dots$$

En general en este último caso el límite será parecido a no ser que unas poblaciones contengan alelos ausentes en otras.

Para la situación de dos o más loci, ligados o no, fórmulas aproximadas de las probabilidades de fijación en la población sintética pueden encontrarse en LOPEZ-FANJUL (1970) pero probablemente tengan poca utilidad a causa de las restricciones involucradas. En general, sabemos que hay una tendencia de los genes de las poblaciones seleccionadas a exhibir desequilibrio de ligamiento negativo entre réplicas (ROBERTSON, 1970) así que una sintética formada del cruce de líneas seleccionadas a partir de la misma población base puede tener, por término medio, genes favorables en repulsión. Puede ser ventajoso, por tanto, relajar después de cruzar con lo que damos a la recombinación oportunidad de actuar, aunque existe el peligro de perder alelos favorables por deriva genética, sobre todo aquellos que estén a baja frecuencia. HAYTER (1971) en estudios de simulación concluye que el aumento del límite en la sintética como consecuencia de algunas generaciones de relajación después del cruce no será nunca muy grande y probablemente no compensa de la pérdida de respuesta en las generaciones en las que no se practica selección.

Es también interesante conocer qué influencia tendrá sobre el límite la estrategia de seleccionar antes de cruzar para constituir la sintética. Es claro a partir de los resultados de MARUYAMA (1970) que para genes aditivos sin

ligamiento no tiene importancia si se practica la selección antes de cruzar o no. Sin embargo HAYTER (1971) ha demostrado por simulación en computador que en algunas circunstancias, como cuando en las poblaciones parentales están segregando genes fuertemente ligados y cada población contiene genes que están ausentes en la otra, puede tener ventaja en el límite seleccionar antes del cruce. Sin embargo es dudoso que esta ventaja en el límite compense la reducción de la respuesta en las generaciones intermedias.

5. Estrategia a largo plazo a partir de una población Sintética.

Una vez formada una población Sintética por cualquiera de los métodos señalados anteriormente, suponiendo que podemos medir Q individuos ¿qué estrategia deberemos seguir para maximizar la ganancia final, esto es, para conseguir un límite más alto?

Básicamente existen tres tipos de estrategia:

Estrategia 1: Seleccionar los S mejores individuos de los Q medidos.

Estrategia 2: Dividir la población en m sublíneas de tamaño $M = Q/m$ y seleccionar dentro de cada sublínea y en algún momento cruzarlas.

Estrategia 3: Practicar selección entre líneas tal y como fue sugerido por WRIGHT (1951).

Respecto a la estrategia 1, ROBERTSON (1960) demostró teóricamente que para genes no ligados el límite es máximo cuando la proporción seleccionada es del 50%. Si los efectos del ligamiento son importantes la proporción deberá ser mayor que el 50% (HILL y ROBERTSON, 1966). JODAR y LOPEZ-FANJUL (1977) han estudiado las proporciones óptimas si el número de machos y hembras medidos no es el mismo. Si se dan pesos económicos mayores a las primeras generaciones, la intensidad de selección óptima deberá ser mayor (JAMES, 1972).

En la estrategia 2, ROBERTSON (1960), suponiendo genes aditivos independientes, mostró que si m líneas se seleccionan hasta la fijación con tamaño N cada una, se cruzan

ANIMALES EXPERIMENTALES

1. Diferencias genéticas entre poblaciones

Diferencias genéticas entre poblaciones de Drosophila se han estudiado intensamente desde antiguo para mutaciones visibles, genes letales y polimorfismos cromosómicos. Revisiones de estos trabajos se encuentran en DOBZHANSKY (1970), LEWONTIN (1975) y DOBZHANSKY y colab. (1976). A partir de la publicación del trabajo clásico de LEWONTIN y HUBBY (1966), se han estudiado intensamente las diferencias genéticas para polimorfismos enzimáticos detectados por electroforesis.

Las especies mejor estudiadas en lo que refiere a diferencias entre poblaciones de distinto origen geográfico son la D. melanogaster (O'BRIEN y McINTYRE, 1969; SMITH y colab., 1978), D. pseudoobscura (PRAKASH y colab., 1969, 1973), D. willistoni (AYALA y colab., 1971, 1972), D. obscura y subobscura (LAKOVAARA y SAURA, 1971 a,b), D. persimilis (PRAKASH, 1977), Mus musculus (SELANDER y colab., 1969 a,b), Peromyscus polionotus (SELANDER y colab., 1971).

Los resultados obtenidos pueden generalizarse del siguiente modo:

- a) Los loci monomórficos lo son en casi todas las poblaciones.
- b) En cuanto a los loci polimórficos, en general los loci bialélicos en distintas poblaciones pueden diferir en frecuencia génica pero no suelen presentar alelos en unas poblaciones que estén ausentes en otras. Si se trata de loci multialélicos, dos de estos alelos suelen estar segregando con frecuencias relativamente elevadas, mientras que el resto, lo está a frecuencias muy bajas y en estos últimos si existen diferencias cualitativas entre las poblaciones.

Si los loci están asociados con inversiones cromosómicas muestran las pautas de distribución geográfica características de las inversiones.

- c) Las poblaciones marginales no suelen presentar menos variabilidad que las que se encuentran en el centro de distribución de la especie (PRAKASH, 1973, 1977).
- d) En general para todos los loci que codifican enzimas poco específicas, como las hidrolíticas, las poblaciones, son mas variables que las que codifican para enzimas específicas como las glicolíticas, ciclo de Krebs, etc. (PRAKASH, 1973, 1977).

Recientemente, llevando a cabo electroforesis en condiciones variables de concentración de gel, pH, temperatura, etc. se ha encontrado que pueden detectarse más alelos de los que previamente aparecían, por lo que la divergencia entre poblaciones puede ser mayor, por lo menos en lo que respecta al locus esterasa-5 (COBBS, 1976; McDOWELL y PRAKASH, 1976; COBBS y PRAKASH, 1977) y al locus xantina-deshidrogenasa (COYNE, 1976; SINGH y colab., 1976; PRAKASH, 1977). Sin embargo este resultado puede no ser general (BECKENBACH y PRAKASH, 1977). La gran variabilidad genética interpoblacional debe provenir, en parte, de cambios al azar en frecuencias génicas debido al tamaño finito de las poblaciones y, en parte, a los cambios direccionales producidos por la acción de la selección natural. El acento sobre la magnitud e importancia de ambos factores diferencia la teoría "neutralista" (CROW y KIMURA, 1970; KIMURA y OHTA, 1971; KING y JUKES, 1969; NEI, 1975) de la seleccionista (POWELL, 1971; AYALA, 1974; MARINKOVIC y AYALA, 1975 a,b).

La primera propone que muchos o quizás la mayoría de los loci, poseen un número de mutantes que son equivalentes respecto a eficacia biológica, esto es que no son ni útiles ni perjudiciales sino simplemente cuasineutrales. Se llaman así a aquellos alelos para los que $|N \cdot s| \ll 1$ siendo N el tamaño efectivo de la población y s el cociente de selección correspondiente al locus considerado. El cambio en frecuencias génicas de estos alelos estará mucho más afectado por la deriva que por las fuerzas de la selección natural. Las diferencias entre poblaciones naturales se deberán a deriva genética, diferencias que pueden atenuarse si existe migración entre ellas, de modo que la distribución actual

de frecuencias génicas representa un estado transitorio en poblaciones que avanzan hacia la fijación de uno u otro de los alelos igualmente eficaces.

La teoría "seleccionista" mantiene la hipótesis de que la variación geográfica se debe, fundamentalmente, a la acción distinta de la selección natural en diferentes ambientes. Una revisión de esta polémica puede encontrarse en LEWONTIN (1975).

Estudios sobre diferencias genéticas entre poblaciones para caracteres cuantitativos son mucho más escasos y los únicos estudiados detalladamente hasta el momento, son los defectos en las venas del ala (MILKMAN, 1965; 1970) y cerdas esternopleurales (LOPEZ-FANJUL y HILL, 1973 a,b) en Drosophila, cuyos resultados apuntan en la misma dirección que los obtenidos para polimorfismos enzimáticos comentados anteriormente. Por otra parte existe mucha información sobre la variación geográfica para caracteres cuantitativos en Drosophila (PREVOSTI, 1955; McFARQUHAR y ROBERTSON, 1963; ANDERSON, 1968; DAVID y colb., 1977) y en Tribolium castaneum (SOLIMAN y LINTS, 1975), aunque no se han intentado analizar estas diferencias con respecto a efectos génicos específicos.

2. Diferencias genéticas entre líneas seleccionadas.

Son ya bastante numerosos los estudios sobre las diferencias genéticas entre líneas seleccionadas y la posible utilización de estas diferencias con objeto de superar los límites a la selección previamente alcanzados. Existen básicamente dos métodos para conseguir ésto: o bien cruzar líneas seleccionadas o bien practicar cruzamientos entre líneas sin seleccionar, y líneas seleccionadas procedentes de la misma o de distinta población, con objeto de introducir en estas últimas, material genético nuevo que pueda utilizarse mediante selección.

A. Utilización de las diferencias genéticas entre líneas seleccionadas.-

El cruzamiento entre líneas seleccionadas hasta el lí-

mite y reelección en el cruce, ha tenido éxito como método de sobrepasar el límite alcanzado en varios experimentos y para varios caracteres: longitud del tórax (ROBERTSON, 1955) y alto número de quetas abdominales (FRANKHAM y colab., 1968).

FALCONER y KING (1952) cruzaron líneas seleccionadas hasta el límite para alto peso a los 60 días de edad sobrepasando éste por reelección de la población cruzada. NEWMAN (1960) cruzó esta sintética con otra línea previamente seleccionada, obteniendo una respuesta final mayor que cualquiera de las obtenidas en las líneas parentales. ROBERTS (1967a) examinó la respuesta a la selección en poblaciones sintéticas formadas por cruzamiento de líneas previamente seleccionadas hasta el límite y al final del experimento las sintéticas sobrepasaron a todas las poblaciones parentales para alto peso a las seis semanas. En la dirección contraria la respuesta fue menor y la sintética sólo sobrepasó a una de sus tres líneas parentales, probablemente debido a la existencia de ligamiento de genes afectando al carácter en estos cruces particulares.

HOWE y JAMES (1973) estudiaron la respuesta a la selección para alto número de quetas esternopleurales en tres poblaciones distintas: 1) Una sintética formada cruzando los x mejores individuos de cada una de veinte líneas. 2) Una sintética formada cruzando x individuos tomados al azar dentro de cada línea. 3) Una población del mismo tamaño y extraída de la mejor de las veinte líneas. La heredabilidad realizada de las poblaciones sintéticas (1 y 2) fue tres veces superior a la de la mejor población (3). Concluyen estos autores que el método óptimo de elegir la población base con objeto de obtener la máxima respuesta a la selección, dependerá del número de generaciones de selección que se consideren. Si son una o dos generaciones, es preferible la elección de la mejor línea, pero si se consideran más generaciones, las poblaciones sintéticas son superiores. Con la sintética formada por el método 2 se obtuvieron respuestas más altas, resultado predecido por la teoría. Sin embargo, la reducción esperada de la varianza genética como

consecuencia de la práctica de selección en la formación de la población base, no basta para explicar la magnitud de las diferencias observadas.

MADALENA y ROBERTSON (1975) han estudiado los límites a la selección artificial utilizando cuatro estrategias diferentes en las que el número total de individuos medidos (400) es constante: 1) Una población cuya proporción seleccionada es 80/400 en todas las generaciones, hasta alcanzar el límite. 2) Ocho subpoblaciones cuya proporción seleccionada es 10/50 cada generación. 3) Dos poblaciones formadas por el cruzamiento de las ocho subpoblaciones, reselectionadas hasta el límite. En una de ellas el cruzamiento de las líneas se lleva a cabo en la generación seis y en la otra en la doce. 4) Esquemas de selección dentro y entre subpoblaciones, eligiendo las dos o cinco mejores subpoblaciones y cruzándolas bien en la generación seis o en la doce. 5) Una población en la que el proceso de selección de líneas y cruce de las mejores se repite durante tres ciclos. La interpretación de los resultados se complica por la existencia de letales recesivos con efecto sobre el carácter seleccionado. La población seleccionada sin subdivisión (80/400) presenta un límite más alto que cualquiera de las ocho subpoblaciones (10/50) como cabría esperar teóricamente. El proceso de subdivisión sin selección entre líneas no conduce a límites más altos que los de la línea 80/400. La selección entre líneas resulta efectiva en varias circunstancias, especialmente cuando las cinco mejores líneas son seleccionadas y cruzadas en la generación doce y con la estrategia de ciclos repetidos de selección y cruzamientos entre líneas. Concluyen que la existencia de recesivos favorables a baja frecuencia podría explicar estos resultados.

GOODWILL (1974) examinó la eficacia de tres sistemas de selección para peso de pupa a los 21 días. Dos de los sistemas implicaban subdivisión en líneas, y selección dentro y entre líneas, mientras que el tercero consistía simplemente en seleccionar una sola línea. El número de individuos evaluados en cada sistema fue el mismo. Este autor no encuentra diferencias entre las respuestas obtenidas en cada

uno de los tres sistemas.

KATZ y ENFIELD (1977) compararon un sistema de selección individual con otros dos que implicaban subdivisión y selección entre líneas de pequeño tamaño. La selección entre líneas se practicó cada tres o cada siete generaciones de selección dentro de líneas, respectivamente. En las primeras 12 generaciones no se observó ninguna diferencia entre los tres sistemas pero a partir de entonces la selección sin subdivisión resultó más eficaz.

B. Introducción de material genético nuevo a partir de poblaciones sin seleccionar.-

OSMAN y ROBERTSON (1968) llevaron a cabo una serie de experimentos con objeto de estudiar las condiciones en las que es posible introducir material genético de una población sin seleccionar en otra muy seleccionada del mismo origen. Los factores considerados fueron: pre-selección de la línea inferior antes del cruce, relajación después del cruce para favorecer la aparición de recombinantes favorables a la dirección de selección practicada, y distintas intensidades de selección después del cruce. La incorporación de material genético tuvo éxito en alguna de las líneas, que sobrepasaron el límite de la línea muy seleccionada. Puesto que ni un periodo de relajación, ni la aplicación de una intensidad de selección baja después del cruce, incrementaron la probabilidad de éxito, cabe concluir que la recombinación no es un factor limitante.

Por otra parte el tiempo requerido para que el cruce sobrepase la línea seleccionada está negativamente correlacionado con la respuesta final a la selección. Así, la respuesta máxima a corto plazo se consigue aplicando una intensa selección después del cruce, pero a expensas de la ganancia final. Por último la ganancia máxima se obtiene seleccionando la población base antes del cruce.

LOPEZ-FANJUL y HILL (1973a) estudiaron los límites a la selección artificial para bajo número de quetas esternopleurales de dos poblaciones de laboratorio y una sintética formada del cruzamiento entre ambas. Los niveles alcanzados fueron similares para las tres poblaciones y parecen depen-

der más del tamaño efectivo de la línea que de su origen. Las razones de esta similitud pueden ser: falta de diversidad entre las poblaciones naturales, o adaptación de éstas al medio de las cajas de poblaciones de laboratorio.

Para contrastar estas dos alternativas y estudiar la posible superación del límite por la introducción de material genético nuevo, LOPEZ-FANJUL y HILL (1973b) cruzaron una línea sintética altamente seleccionada procedente del experimento anterior, con cuatro poblaciones -tres de laboratorio y una recientemente capturada- y reseleccionaron dichos cruzamientos hasta el límite. Sólo en las sintéticas formadas con la población silvestre se consiguió sobrepasar el límite previo, lo que indica que esta población contiene variabilidad ausente de las otras poblaciones.

ROBERTS (1967b) cruzó la sintética seleccionada para alto peso procedente del experimento anteriormente reseñado, con una línea no seleccionada, retrocruzando con la primera y reseleccionando después. Se consiguió una ganancia clara sobre el límite original pero se necesitaron diez generaciones de selección.

ESPECIES DOMESTICAS

1. Comparación de parámetros genéticos

Existe abundante literatura con respecto a las diferencias genéticas entre razas de animales domésticos para caracteres productivos. Estas diferencias pueden ser cuantitativas, si en todas ellas están segregando los mismos alelos con distintas frecuencias, o cualitativas, si existen alelos presentes en unas poblaciones y ausentes en otras. Estas diferencias se deben a la deriva, al ser finito el número de individuos de una raza, y a la selección llevada a cabo para diferentes objetivos y en distintos ambientes. Estas diferencias se mantienen puesto que existe un aislamiento total entre las razas que no permite intercambio de material genético entre ellas. En general las comparaciones entre razas solo se han hecho a nivel de medias bien con el fin de establecer un catálogo de la productividad de las razas de un país para distintos caracteres o bien con objeto de estudiar posibles importaciones. Sin embargo, diseños eficientes para la comparación de razas y estirpes solo se han desarrollado muy recientemente (HILL, 1974; TAYLOR, 1976).

También, la existencia de vigor híbrido para muchos caracteres principalmente reproductivos, indica la existencia de diferencias en frecuencias génicas entre razas por lo menos en aquellos caracteres en los que tiene importancia la parte interactiva del genotipo.

Para vacuno de leche DONALD y colab. (1977) encuentran heterosis del orden del 6% y 3,7% en la producción de leche en la primera y segunda lactación respectivamente, del 2,9% para peso vivo a los 18 meses y del 40-50% para fertilidad.

En vacuno de carne CUNDIFF (1970) señala heterosis bajas, 3% para la supervivencia de terneros y 4,6% para peso al destete. Una revisión actual puede encontrarse en SANCHEZ-VELLISCO (1976).

En ganado ovino (TIMON 1974, 1975; MAIJALA 1974; WELHAM 1976), si bien las estimas no son tan consistentes, existe evidencia de heterosis para caracteres como número de corderos nacidos por parto. WELHAM (1976) ha indicado la posible utilización de la heterosis en programas de mejora del ovino de leche en España.

SELLIER (1970) ha revisado exhaustivamente la heterosis en ganado porcino. La heterosis para caracteres como número de cerdos al nacimiento, tamaño de camada y peso al destete es del orden de 2,8 y 15% respectivamente.

Respecto a los polimorfismos enzimáticos y grupos sanguíneos, los estudios se han multiplicado estos últimos años y para todas las especies domésticas: vacuno (ABE y colab., 1975), ovino (NGUYEN y colab., 1975; VALLEJO y colab., 1976), cerdos (ASTEN y colab., 1977; RASMUSEN, 1976) y gallinas (IVANYI, 1975; RANJAN y PINGEL, 1977). El interés principal de estos estudios es el encontrar relación entre estos polimorfismos y los caracteres productivos. En general, estos trabajos parecen señalar que no existen grandes diferencias en frecuencias génicas entre razas, excepto para las razas exóticas comparadas con las europeas.

2. Utilización de diferencias genéticas entre poblaciones

DICKERSON (1969) ha señalado cuales son las maneras posibles de utilización de las diferencias genéticas entre razas en la mejora:

- 1) Eligiendo la raza mejor, en un contexto productivo dado y realizar, por cruzamientos absorbentes, la sustitución de razas indígenas por razas de alta productividad.
- 2) Eligiendo algunas razas que se mantienen en estirpe cerrada para el aprovechamiento del vigor híbrido a través de cruzamientos industriales en los que se comercializa el producto F_1 .
- 3) Intentando combinar en una sola población características de varias a través de la creación de nue

vas razas (poblaciones sintéticas).

El primer sistema se utilizará cuando se desee cambiar la raza indígena (nativa) por un determinado tipo racial de valor reconocido. Es un método seguro de expansión de las razas mejor adaptadas pero limita el nivel máximo posible de mejora al que puede alcanzarse por selección de la raza introducida.

El segundo sistema es la practica comercial más común en gallinas, cerdos, ovejas y ganado de carne y trata principalmente de aprovechar el vigor híbrido. La magnitud de éste dependerá del grado de relación entre las razas que se cruzan. Cuanto menor sea, desde el punto de vista histórico, esa relación y mayor la consaguinidad, el vigor híbrido esperado será mayor. Hay que tener en cuenta que en realidad lo que perseguimos en un programa de cruzamientos es que el híbrido sea superior a la mejor raza parental y no solamente a la media de los parentales.

Otra razón de utilizar individuos producto de cruzamientos, es combinar propiedades aditivas deseables de diferentes poblaciones, en particular utilizando las características maternas de una raza y la tasa de crecimiento de otra ("profit heterosis", MOAV, 1966).

ROBERTSON (1971,1976) y HILL (1971) han discutido ampliamente la utilización óptima de los cruzamientos industriales.

El desarrollo de nuevas razas que combinen las cualidades de las existentes no es una práctica comercial extendida por las razones siguientes:

- 1) La mayor variabilidad de la población sintética, que contribuirá a la aparición de un mayor porcentaje de animales de baja productividad en ella.
- 2) La pérdida de heterosis en la F_2 respecto a la F_1 tanto para los caracteres productivos "per se" como en los componentes maternas.
- 3) La pérdida, por recombinación, de posibles com

binaciones epistáticas favorables que hayan sido fijadas por selección en las razas parentales.

Sin embargo, respecto al primer apartado cabe señalar que el aumento de variabilidad de la población sintética podría proporcionar una mayor respuesta a la selección en las siguientes generaciones. En cualquier caso no existe evidencia de un incremento en la variabilidad de la F_2 excepto para caracteres cuya base genética es simple.

Respecto a la pérdida de heterosis en la F_2 hay que hacer notar que la sintética mantiene la mitad de la heterosis sin necesidad de conservar las razas puras. Y que para aquellos caracteres que muestran escasa heterosis la creación de nuevas razas podría ser una alternativa mejor a los esquemas de cruzamientos sobre todo si la simplicidad del programa de mejora fuera esencial.

Respecto al tercer punto hay que señalar que no existe evidencia de la existencia de complejos epistáticos que controlen los caracteres productivos en las especies domésticas.

Como señala LOPEZ-FANJUL (1974) hay que tener en cuenta que en la evaluación de los resultados de un programa de selección en una población sintética hay que considerar 1) el número de generaciones necesario para que la población sintética supere la pérdida de heterosis en la generación F_2 y 2) el número de generaciones necesario para que la población sintética sobrepase el nivel de productividad de la mejor raza parental y la cantidad en que se sobrepasa. HILL (1971) ha introducido también consideraciones económicas en estas evaluaciones.

Por último, la formación de una población sintética puede ser un sistema eficaz para superar el límite a la selección artificial si éste está causado por el agotamiento de la varianza genética y tal vez sea el único sistema si descontamos la producción artificial de mutaciones,

técnica que en la actualidad, no es aplicable a las especies domésticas.

LOPEZ-FANJUL (1974) ha realizado una exhaustiva revisión de las nuevas razas en las especies domésticas. Las conclusiones pueden resumirse así:

- 1) Los tamaños iniciales con los que se han formado las poblaciones base de las nuevas razas son, en general, pequeños (excepto en algunas sintéticas de ovino y muy probablemente en gallinas) con lo que la consanguinidad de éstas podría anular los incrementos esperados en la productividad.
- 2) Hay poca información sobre las estimas de parámetros genéticos (heredabilidad principalmente) de las nuevas razas comparadas con las parentales pero cuando existen estimas no se han detectado diferencias significativas entre ellas.
- 3) Solo algunas nuevas razas desarrolladas a partir de cruces entre razas europeas (*Bos taurus*) de vacuno y razas exóticas (*Bos indicus*) han tenido éxito en condiciones tropicales.

Desde esta revisión poca información se ha añadido posteriormente. GILIBERT (1974) ha informado sobre una nueva raza de vacuno de carne para los países tropicales: Renitelo, procedente de cruces de cebú, lemosín y africander que presenta ventajas en cuanto a rusticidad, productividad y aptitud para el trabajo, pero no se hacen comparaciones precisas.

SKJERVOLD (1975), presenta datos preliminares sobre el "beefalo" cruce entre vacuno y bisonte (3/8 Bisonte, 3/8 Charolais y 1/4 Hereford). El "beefalo" es más resistente a las condiciones climáticas y a las enfermedades. Los caracteres de crecimiento y producción son superiores al bisonte pero inferiores al vacuno criado en las mismas

condiciones, lo que no es un resultado muy prometedor.

En ovejas se ha informado sobre las características de una nueva raza, merino North Kazakh procedente de Mazaev Merino, Novocaucasian Merino, Rambonillet, Altai, Askamari y Grozny. Pese a estar bastante extendida solo se han hecho evaluaciones particulares sin intentar establecer comparaciones con otras razas (MEDEBEKOV y colab., 1977).

Datos sobre una sintética ABRO en ovejas para actuar como madre, derivada de Finnish Landrace, Border Leicester y Dorset Horn pueden encontrarse en McCLELLAND (1975).

WEBB y KING (1976) y WEBB (1976) desarrollaron una nueva línea sintética ABRO para actuar como macho en un programa de mejora. La población base procedente de un cruce de cuatro razas fue seleccionada once generaciones para mejora en producción de carne magra y se permitía la inmigración de individuos de otras razas o cruces, de modo que al final del proceso la línea contenía genes de nueve razas puras y dos híbridos. El mérito económico permanece por encima de la mejor raza pura. Sin embargo, la superioridad no es predecible al no detectarse diferencias en las estimas de las heredabilidades respecto a las razas puras.

VOINALOVICH (1973) no encuentra diferencias significativas entre una nueva raza de ganado porcino producida por cruzamiento y retrocruzamiento de razas Large-White y Landrace y las poblaciones parentales.

En conejos, HOLDAS y PETEHAZI (1975) encuentran un incremento del 5% en la producción de canal de una nueva raza White Pearl, frente a la media de las razas parentales.

Datos parciales que no incluyen comparaciones con razas parentales se encuentran en MISHAREV y colab. (1974) para una nueva raza de caprino proveniente de Angora y Don. Igualmente parciales son los datos de KARAOETIAN (1974) sobre una nueva raza de gallinas.

Tribolium castaneum es una especie cosmopolita y sinantrópica, esto es, asociada con el hombre, puesto que su forma típica de vida es la utilización de los productos almacenados, principalmente cereales. Se trata pues de una especie invasora que ha llegado a constituir una plaga. Los estudios sobre el hábitat silvestre de la especie son muy escasos aunque se ha recolectado en cortezas de árboles (LEPESME, 1944) y en nidos de aves. En cualquier caso, los estudios genéticos en esta especie se han llevado a cabo o bien utilizando poblaciones recientemente recolectadas en graneros, silos, etc. o bien con estas mismas poblaciones después de haber permanecido mucho tiempo en el laboratorio. Sin embargo, no existen estudios sobre los posibles cambios que puedan sufrir estas poblaciones, como consecuencia de la domesticación, esto es, de la adaptación a las condiciones más homogéneas de laboratorio.

Hay dos formas posibles de evaluar dichos cambios, bien a nivel de los parámetros que definen los caracteres cuantitativos: medias, varianzas, heredabilidades, o bien a nivel de cambios genéticos medidos directamente por el estudio de las inversiones cromosómicas o de las frecuencias génicas de los alelos que pueden detectarse por electroforesis.

BERRY (1969) ha señalado alguna de las características que en general acompañan al proceso de domesticación: 1) Aumento de tamaño. 2) Cambios en las pautas reproductoras. KING y DONALDSON (1929; 1939) estudiaron los resultados de 50 generaciones de adaptación a condiciones de laboratorio de una población salvaje de Rattus norvegicus. Los primeros cambios observados fueron un aumento de la esterilidad de las hembras y de la mortalidad de las crías, que fueron superados a partir de la generación 13. También se observó un aumento de peso del 20% durante las 25 primeras generaciones. Este aumento fue acompañado de una disminución de la varianza, fenómeno atribuido por estos autores a un incremento de la homogeneidad genética. En otras palabras, el fenómeno genético indicado reside en la pérdida de una fracción de la

variabilidad genética inicial, que puede deberse simplemente a la deriva genética, en cuyo caso afectará igualmente a todo el genomio, o a un conjunto específico de loci que, en condiciones de laboratorio, se convierten en cuasineutros o desfavorables. Es muy probable que ambos factores - deriva y selección - sean causa de los cambios observados y que, en cada caso, la experimentación deba centrarse en la evaluación de sus importancias relativas.

KAWAHARA (1972; 1973) ha comparado poblaciones silvestres de codorniz japonesa con poblaciones domésticas. Pese a que el comianzo del proceso de domesticación data de finales del siglo XIX, ambos tipos de poblaciones son similares en apariencia y es imposible morfológicamente, distinguirlas claramente, no existiendo aislamiento sexual entre ellas. Sin embargo presentan diferencias fisiológicas y de crecimiento importantes. El peso medio de las poblaciones naturales es un 20% inferior al de las domésticas y el autor sugiere que este fenómeno se debe a las posibles ventajas del menor peso en condiciones silvestres para los vuelos migratorios. Asimismo, las poblaciones salvajes presentan un mayor porcentaje de hembras no ponedoras, una madurez sexual retardada y una producción de huevos más baja cuyo significado no es claro.

ANDERSON y colab. (1972) demostraron que la eficacia biológica relativa de distintas inversiones cromosómicas puede ser muy diferente en condiciones de laboratorio que en condiciones naturales. Estos autores prepararon dos cajas de laboratorio con poblaciones mezcladas de cuatro especies de *Drosophila* con distintas frecuencias de inversiones cromosómicas, manteniendo las proporciones, tanto de cada especie como de cada inversión, lo más parecidas posible a las que se encontraban en una localidad natural de Texas. En muy pocas generaciones, una de las especies, *D. pseudoobscura*, desplazó a las demás y las frecuencias relativas de las inversiones cambiaron drásticamente y solo dos de ellas permanecieron, aumentando su frecuencia hasta el final del experimento.

FOSTER (1964) encontró que Mus musculus en islas o hábitats aislados presentan un peso superior al de sus vecinos del continente, fenómeno que sin embargo no se da en mamíferos de gran tamaño (artiodáctilos). Basándose en estos hallazgos BERRY (1964) ha señalado las analogías entre las poblaciones insulares y las sometidas a domesticación: ambas presentan un flujo genético restringido con respecto al resto de la especie, están sujetos a una adaptación a ambientes muy especializados y las posibilidades de esta adaptación dependen en gran medida de la variabilidad genética de la población fundadora.

Puesto que este autor considera las poblaciones de laboratorio como "marginales" puede ser de interés revisar algunos aspectos de la relación entre poblaciones "centrales" y "marginales" entendiendo éstas tanto en el aspecto geográfico (bordes, islas,....) como ecológico.

Se ha observado que muchas de las poblaciones marginales presentan un menor polimorfismo cromosómico que las poblaciones centrales (CARSON, 1959; CUNHA y colab. 1959). La explicación tradicional de este fenómeno, es la necesidad de una mayor especialización en los ambientes marginales, lo cual se lleva a cabo, bien por fijación de una de las versiones existentes (DOBZHANSKY, 1951) o bien por la creación de nuevos recombinantes (CARSON, 1959). Sin embargo los estudios de PRAKASH (1973; 1977) muestran que con referencia a los polimorfismos enzimáticos, no existe una mayor homocigosis en estas poblaciones, probablemente y tal como sugiere LEWONTIN (1975), debido a que las áreas marginales deben considerarse como ecológicamente impredecibles, por lo que muy diferentes genotipos se seleccionan en distintos momentos.

Parece claro que existe cierta confusión entre ambientes marginales y ambientes homogéneos. Las condiciones de laboratorio sería mejor clasificarlas como ecológicamente homogéneas y debería reservarse el concepto de poblaciones marginales a aquellas situaciones en condiciones ecológicamente impredecibles.

LEVINS (1968) sugirió que debe existir relación entre el grado de variación genética y la heterogeneidad del ambiente. Desde entonces se han ido acumulando pruebas experimentales a favor de esta idea y que han sido resumidas por BRYANT (1974).

POWELL (1971) mantuvo poblaciones de D. willistoni en cajas, en alguna de las cuales el ambiente era relativamente constante y en otras variable. Después de 45 semanas se estudiaron las frecuencias génicas en 22 loci. La heterocigosis media por individuo y el número medio de alelos por locus resultó ser más alto en las poblaciones mantenidas en ambientes heterogéneos.

Mc DONALD y AYALA (1974) estudiaron la variación de 20 loci enzimáticos en 18 poblaciones de D. pseudoobscura, encontrando una correlación positiva entre el porcentaje de loci heterocigóticos por individuo y el grado de diversificación ambiental.

NEVO (1976) encontró una correlación positiva entre la heterocigosis, medida por electroforesis, y la heterogeneidad ambiental para cuatro especies de sapos y ranas de Israel.

PRICE y KING (1968) han indicado algunas diferencias generales entre el ambiente natural y el de laboratorio. En este último deja de tener importancia la resistencia a variaciones climáticas de temperatura y humedad, la búsqueda de refugio, la predación, la resistencia a la escasez de agua y alimento, la movilidad, la resistencia a enfermedades, mientras que pueden aumentar los problemas que lleva consigo el aumento de la densidad de población e interacciones sociales.

Desde el punto de vista estrictamente genético el proceso de domesticación puede llevar consigo una pérdida de variabilidad genética por consanguinidad y deriva. Existe así mismo una relajación de la selección natural para aquellos caracteres que dejan de tener importancia en condiciones de cautividad y una "selección natural en cautividad"

contra aquellos variantes genéticos que confieren a sus portadores una menor eficacia, en lo que refiere a soportar las condiciones de laboratorio. Esta selección natural será más intensa en las primeras etapas del proceso de domesticación y cabe pensar que su influencia irá desapareciendo conforme avanza el proceso.

OBJETIVOS DEL PRESENTE TRABAJO

La presente investigación trata de incidir en el estudio de las diferencias genéticas entre poblaciones y su posible utilización mediante la formación de poblaciones sintéticas. Para ello se han diseñado dos experimentos, ambos utilizando como "organismo piloto" el insecto Tribolium castaneum.

En el Experimento I estudiamos, desde un punto de vista estático, los parámetros genético-estadísticos: media, varianza, coeficiente de variación y heredabilidad, de seis poblaciones naturales de distinto origen geográfico, y dos poblaciones con una larga historia de permanencia en el laboratorio, con objeto de establecer la posible existencia de diferencias genéticas entre ellas. Los caracteres estudiados son: peso de pupa a los 21 días, peso de adultos y puesta de hembras vírgenes. En segundo lugar se investiga, desde un punto de vista dinámico, cómo se modifican estos parámetros durante el proceso de adaptación a las condiciones de laboratorio. Al mismo tiempo se realiza un experimento de selección divergente, que nos ilustre sobre la naturaleza de las respuestas.

El Experimento II es un estudio detallado de las diferencias genéticas entre dos poblaciones, una de ellas natural y otra de laboratorio. Además de la comparación de los parámetros de las poblaciones base, se utiliza un diseño dinámico, selección hasta el límite en estas dos poblaciones y en una sintética formada con ellas, para establecer la naturaleza - cuantitativa o cualitativa - de estas diferencias. El esquema de selección utilizado, que comprende subdivisión en líneas, cruzamientos y posterior re-selección, permite además investigar la naturaleza de las diferencias genéticas entre líneas seleccionadas independientemente a partir de la misma población base. Además, este diseño nos permite analizar otros temas de interés "per se" como es el de la variabilidad de la respuesta a la selección y los problemas

de predicción que plantea.

Por otra parte, en un capítulo independiente se hace un estudio, por medio de simulación en computador, de la influencia de la no normalidad de una distribución respecto a la estima de un parámetro genético de importancia básica como es la heredabilidad.

ALGUNOS PROBLEMAS EN LA ESTIMA DE HEREDABILIDADES DE CARACTERES CUYA DISTRIBUCION NO ES NORMAL.

La utilidad de los métodos estadísticos de estimación utilizados en genética cuantitativa y mejora animal, depende en parte del grado en que los supuestos previos a partir de los cuales se han desarrollado estos métodos, se cumplan. Una de las suposiciones más comunmente aceptadas refiere a la naturaleza de la distribución conjunta de fenotipo y genotipo que suponemos es normal bivariante. Esto implica la linealidad de la regresión del valor genotípico sobre el valor fenotípico. Sin embargo, se ha señalado que este supuesto no siempre se cumple (ROBERTSON y colabo., 1960; NISHIDA, 1974; MEYER y ENFIELD, 1975). Una de las posibles causas, tal y como ha señalado NISHIDA (1974) es la desviación de las distribuciones genotípicas y ambientales respecto a la distribución normal, que tendría como consecuencia una falta de linealidad de la regresión. Esto podría dar razón de las discrepancias encontradas entre las estimas de la heredabilidad previas y las heredabilidades realizadas en muchos experimentos (MEYER y ENFIELD, 1975).

El carácter puesta de hembras vírgenes en el insecto Tribolium castaneum (medida del 7º al 11º día después de la emergencia del adulto), ha sido ampliamente utilizado en nuestro laboratorio en muchos experimentos de selección. En la Figura 1 se presenta la distribución de frecuencias para este carácter en una muestra de 1.500 individuos. Se ve claramente que se aleja de la distribución normal debido fundamentalmente a la existencia de un truncamiento. Por otra parte, en tres poblaciones diferentes se ha llevado a cabo una prueba de linealidad de la regresión media de la descendencia sobre el valor de la madre. Los análisis de varianza para esta prueba se presentan en la Tabla 1. los valores F para las desviaciones de la regresión lineal son en todos los casos significativos, lo que indica que debemos tener cierta precaución sobre la fiabilidad predictiva de las estimas de la heredabilidad. El efecto del truncamiento sobre la estima de la heredabilidad, puede estudiarse de manera similar a como lo han sido los caracteres umbrales. Estos son aquellos caracteres que presentan una distribución discontinua y han sido ampliamente estudiados tanto desde el punto de vista teórico (ROBERTSON y LERNER, 1949; DEMPSTER y LERNER, 1950; FALCONER, 1960; RÖNNINGEN, 1976; HILL y SMITH, 1977; RAZUNGLES, 1977) como por simulación (VAN VLECK, 1972; OLAUSSON y RÖNNINGEN, 1975).

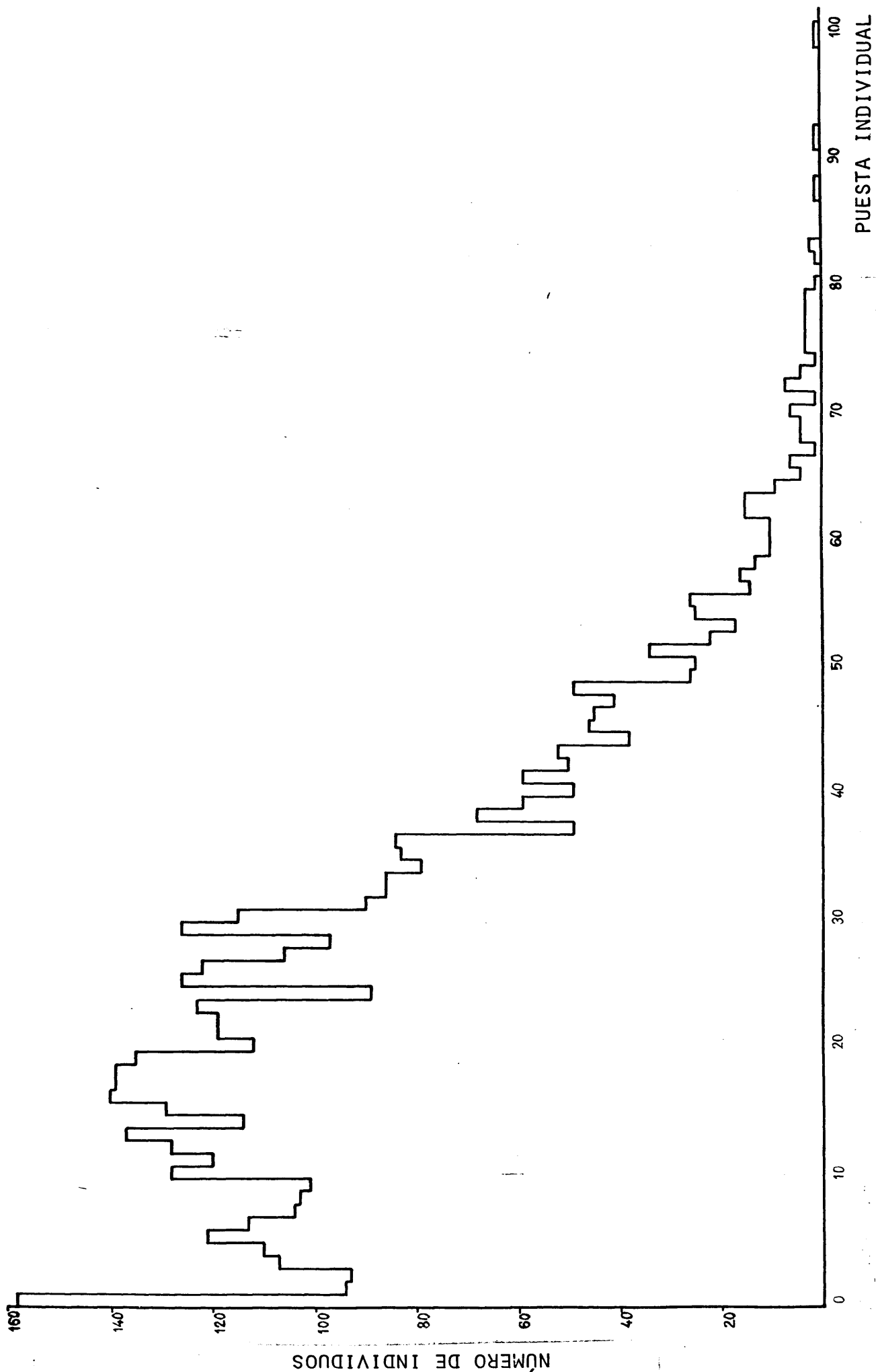


Figura 1.- Distribución de frecuencias correspondiente al carácter puesta de hembras vírgenes.

TABLA 1

PRUEBAS DE AJUSTE A LA REGRESION LINEAL

POBLACION SINTETICA			
Fuentes de Variación	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios
Entre familias	73	37264,67	510,47
Regresión lineal	1	4459,99	4459,99
Desviaciones de la regresión	72	32804,68	455,62**
Dentro de familias	380	60419,67	159,00

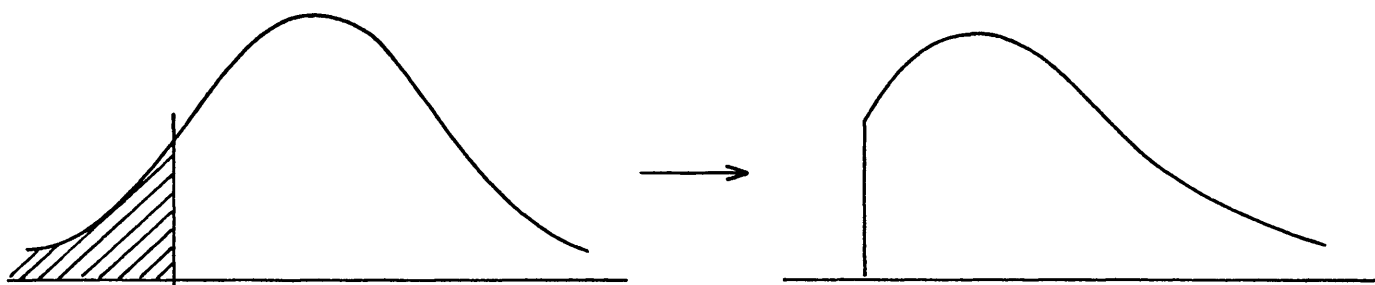
POBLACION CONSEJO			
Fuentes de Variación	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios
Entre familias	73	43784,01	451,38
Regresión lineal	1	0,05675	0,05675
Desviaciones de la regresión	72	43783,95	456,08**
Dentro de familias	380	101985,14	185,43

POBLACION CORONADA			
Fuentes de Variación	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios
Entre familias	103	42467,37	412,30
Regresión lineal	1	15834,05	15834,05
Desviaciones de la regresión	101	26633,32	263,69**
Dentro de familias	610	78916,82	129,37

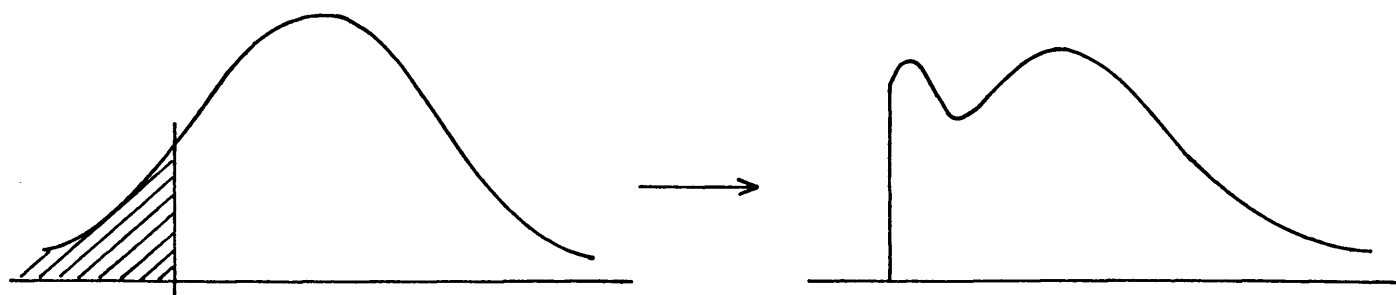
En todos estos estudios se supone que existe una escala subyacente en la que el carácter presenta una variación continua, pero hay un punto umbral que corresponde a la discontinuidad de la escala visible y que representa, por tanto, la conexión entre ambas escalas. Los individuos cuyos valores fenotípicos en la escala subyacente sobrepasan el umbral se presentan en una de las dos clases visibles, mientras que los individuos cuyos valores se encuentran antes del umbral, aparecerán en la otra.

Para los caracteres con distribución truncada, podemos también aceptar que existiendo una distribución fenotípica subyacente que correspondería a una distribución normal, los individuos a los que corresponderían valores inferiores a un determinado umbral (punto de truncación) o bien no existen, es decir hay un límite físico para la expresión del carácter, o bien toman el valor de la última clase fenotípica existente, tal como se esquematiza en las figuras siguientes.

Situación A



Situación B



El modo en que ambos tipos de distribución afectan a la estimación de la heredabilidad, se ha estudiado por simulación estadística en computador siguiendo el método desarrollado por RØNNINGEN (1974) para modelos de genética cuantitativa y mejora animal.

Hay que destacar que no se trata aquí de simulación genética en la que se especifican los genotipos codificados en un sistema binario, sino de un tipo de simulación en la que lo único que se especifican son las relaciones estadísticas entre los distintos parámetros.

En el presente trabajo se investiga la influencia del truncamiento en la distribución de los valores fenotípicos en la estima de la heredabilidad por análisis de varianza de grupos familiares y por regresión de padres-hijos.

1. Estima de la heredabilidad por análisis de varianza.

Se generan valores fenotípicos de individuos agrupados en familias según el modelo matemático:

$$P_{ij} = \mu + b_i + e_{j(i)}$$

b_i = efecto común a los miembros del grupo i-ésimo.

$e_{j(i)}$ = efecto aleatorio asociado al individuo j-ésimo del grupo i-ésimo.

Las siguientes relaciones deben cumplirse:

$$E(P_{ij}) = \mu$$

$$E(b_i) = E\{e_{j(i)}\} = 0$$

$$E(b_i^2) = \sigma_b^2$$

$$E\{e_{j(i)}^2\} = \sigma_e^2$$

$$E(P_{ij}^2) = \mu^2 + \sigma_b^2 + \sigma_e^2$$

$$E(P_{ij} P_{ij'}) = \mu^2 + \sigma_b^2$$

$$E(P_{ij} P_{i'j'}) = \mu^2$$

$$\sigma_b^2 = a_{ii'} \sigma_A^2$$

$$\sigma_e^2 = (1-a_{ii'}) \sigma_A^2 + \sigma_e^2$$

siendo $a_{ii'}$, el coeficiente de correlación aditiva entre los miembros de los grupos familiares ($a_{ii'} = 1/2$ para hermanos enteros y $a_{ii'} = 1/4$ para medios hermanos), σ_A^2 la varianza de los efectos aditivos y σ_e^2 , la varianza de los efectos ambientales.

La verdadera heredabilidad es

$$h^2 = \frac{\frac{1}{a_{ii'}} \sigma_b^2}{\sigma_b^2 + \sigma_e^2}$$

Una vez generados estos valores se lleva a cabo un análisis de varianza para estimar la heredabilidad.

Para 100 familias de hermanos enteros, un tamaño familiar de 6 y un número de repeticiones de 200, la concordancia entre las heredabilidades verdaderas y las obtenidas por análisis de varianza se presentan en la Tabla 2 .

Para simular un carácter de distribución truncada, simplemente eliminaremos aquellos individuos de valor P_{ij} inferior al punto de truncamiento (Situación A) o bien los asignaremos a la última clase fenotípica existente (Situación B).

En la Tabla 3 se presentan los resultados obtenidos para dos niveles de heredabilidad 0,5 y 0,2 y distintos porcentajes de truncamiento, en las dos situaciones anteriores. En la Figura 2 se representan estos resultados gráficamente.

TABLA 2

Heredabilidades estimadas por análisis de varianza en cinco simulaciones consecutivas, compuestas de 200 repeticiones cada una, correspondientes a los valores verdaderos 0,5 y 0,2.

Simulación	<u>h² verdadera</u>	
	<u>0,50</u>	<u>0,20</u>
1	0,5015 ± 0,0057	0,2016 ± 0,0050
2	0,4919 ± 0,0067	0,1991 ± 0,0048
3	0,4963 ± 0,0060	0,1949 ± 0,0047
4	0,4986 ± 0,0060	0,1935 ± 0,0049
5	0,4897 ± 0,0064	0,2023 ± 0,0044

TABLA 3

Estimas de heredabilidades correspondientes a un caracter con distribución truncada para distintas proporciones de truncamiento y diferentes valores de la heredabilidad verdadera.

% truncación	Situación A	
	$h^2 = 0,5$	$h^2 = 0,2$
5%	0,4399 \pm 0,0051	0,1683 \pm 0,0050
10%	0,3982 \pm 0,0061	0,1530 \pm 0,0046
20%	0,3601 \pm 0,0061	0,1285 \pm 0,0044
30%	0,2958 \pm 0,0060	0,1112 \pm 0,0043
40%	0,2634 \pm 0,0054	0,0898 \pm 0,0040

% truncación	Situación B	
	$h^2 = 0,5$	$h^2 = 0,2$
5%	0,4966 \pm 0,0064	0,1886 \pm 0,0046
10%	0,4826 \pm 0,0063	0,1889 \pm 0,0047
20%	0,4810 \pm 0,0061	0,1787 \pm 0,0050
30%	0,4472 \pm 0,0063	0,1738 \pm 0,0047
40%	0,4174 \pm 0,0066	0,1652 \pm 0,0046

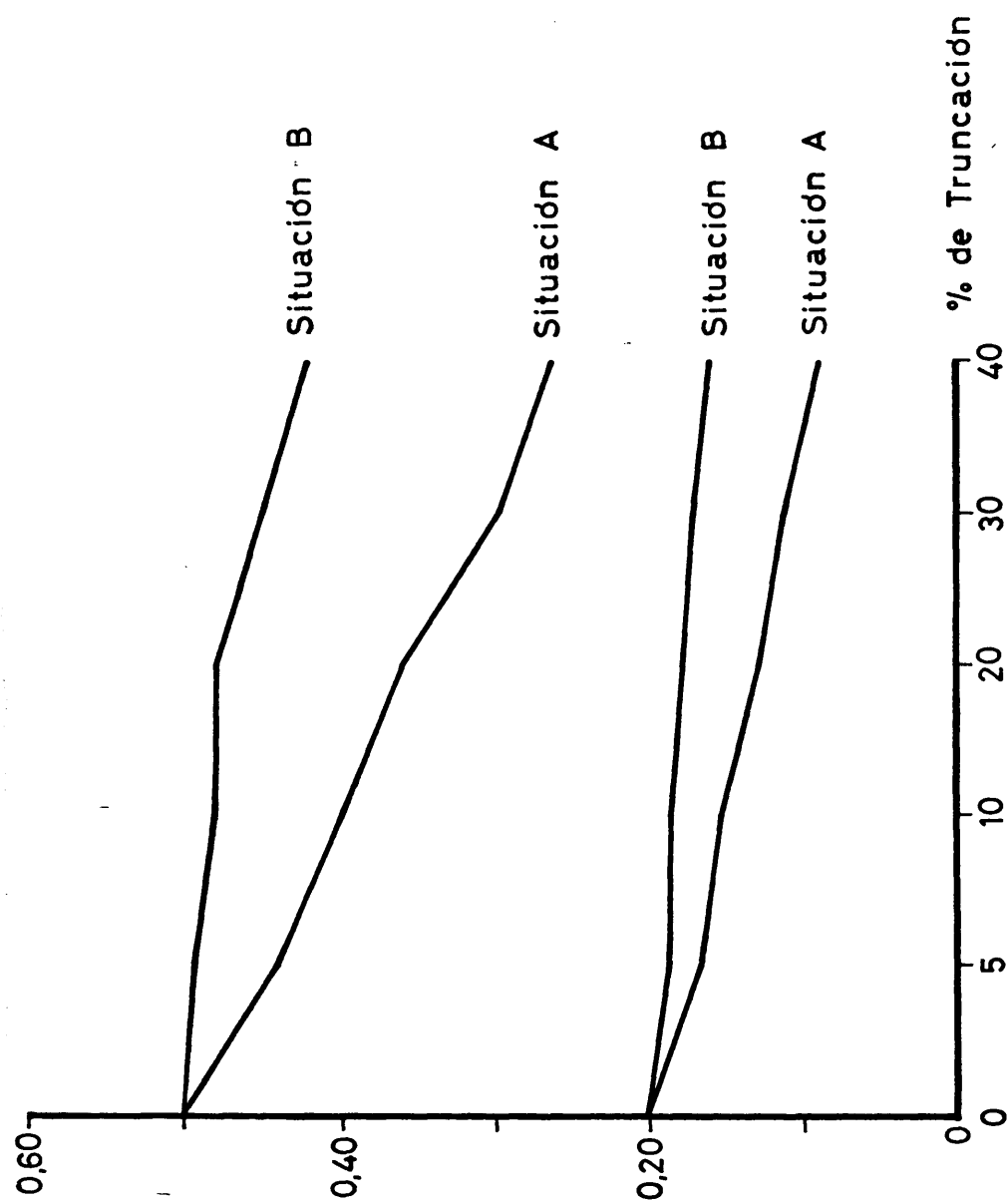


Figura 2.- Estimaciones de heredabilidades correspondientes a un carácter de distribución truncada para distintas proporciones de truncamiento y diferentes valores de la heredabilidad verdadera.

2. Estima de la heredabilidad por regresión.

Suponemos que el modelo que descubre los fenotipos de dos parientes es:

$$P_{Z_i} = \mu + g_{Z_i} + e_{Z_i} \quad y$$

$$P_{Y_i} = \mu + g_{Y_i} + e_{Y_i} \quad \text{donde}$$

g_{Z_i} = valor genético aditivo del individuo Z_i

e_{Z_i} = efecto ambiental asociado al individuo Z_i

y lo mismo para el individuo Y_i . Z e Y son parientes y su coeficiente de correlación aditiva es a_{ZY} . Las relaciones que deben cumplirse son

$$E(P_{Z_i}) = E(P_{Y_i}) = \mu$$

$$E(g_{Z_i}) = E(g_{Y_i}) = E(e_{Z_i}) = E(e_{Y_i}) = 0$$

$$E(g_{Z_i}^2) = E(g_{Y_i}^2) = \sigma_g^2$$

$$E(e_{Z_i}^2) = E(e_{Y_i}^2) = \sigma_e^2$$

$$E(P_{Z_i}^2) = \mu^2 + \sigma_g^2 + \sigma_e^2$$

$$E(P_{Y_i}^2) = \mu^2 + \sigma_g^2 + \sigma_e^2$$

$$E(P_{Z_i} P_{Y_i}) = \mu^2 + a_{ZY} \sigma_g^2$$

$$E(P_{Z_i} Y_{Y_i}) = \mu^2$$

$$E(P_{Z_i} P_{Z_{i'}}) = \mu^2$$

$$E(P_{Y_i} P_{Y_{i'}}) = \sigma^2$$

siendo σ_g^2 la varianza genética aditiva y σ_e^2 la ambiental

La verdadera heredabilidad es

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_e^2 + \sigma_g^2}$$

Una vez generados estos valores se calcula la heredabilidad como

$$h^2 = \frac{1}{a_{ZY}} b_{YZ}$$

siendo b_{YZ} el coeficiente de regresión de P_Y sobre P_Z .

Como en el caso anterior el número de familias fue de 100, el tamaño familiar de 6 y el número de repeticiones 200.

En cinco veces que se desarrolló el programa las concordancias entre las heredabilidades verdaderas y las obtenidas por regresión se dan en la Tabla 4 .

En la Tabla 5 se presentan los resultados obtenidos para los dos valores de heredabilidad 0,50 y 0,20 y distintos porcentajes de truncamiento, en las dos situaciones A y B ya descritas. En la Figura 3 se representan estos resultados gráficamente.

TABLA 4

Heredabilidades estimadas por regresión en cinco simulaciones consecutivas, compuestas de 200 repeticiones cada una, correspondientes a valores verdaderos 0,5 y 0,2.

Simulación	<u>h² verdadera</u>	
	0,50	0,20
1	0,4980 ± 0,0063	0,2011 ± 0,0063
2	0,5007 ± 0,0066	0,2073 ± 0,0067
3	0,4949 ± 0,0067	0,1968 ± 0,0067
4	0,4980 ± 0,0063	0,1961 ± 0,0066
5	0,4895 ± 0,0064	0,1948 ± 0,0065

TABLA 5

Estimas de heredabilidades correspondientes a un carácter con distribución truncada para distintas proporciones de truncamiento y diferentes valores de la heredabilidad verdadera.

% truncación	Situación A	
	$h^2 = 0,5$	$h^2 = 0,2$
5%	0,4269 \pm 0,0060	0,1701 \pm 0,0062
10%	0,3642 \pm 0,0065	0,1463 \pm 0,0059
20%	0,3229 \pm 0,0069	0,1174 \pm 0,0059
30%	0,2794 \pm 0,0064	0,1004 \pm 0,0064
40%	0,2551 \pm 0,0067	0,0846 \pm 0,0060

% truncación	Situación B	
	$h^2 = 0,5$	$h^2 = 0,2$
5%	0,4895 \pm 0,0071	0,2127 \pm 0,0063
10%	0,4862 \pm 0,0071	0,2035 \pm 0,0066
20%	0,4644 \pm 0,0065	0,1772 \pm 0,0061
30%	0,4433 \pm 0,0073	0,1783 \pm 0,0061
40%	0,4415 \pm 0,0070	0,1664 \pm 0,0063

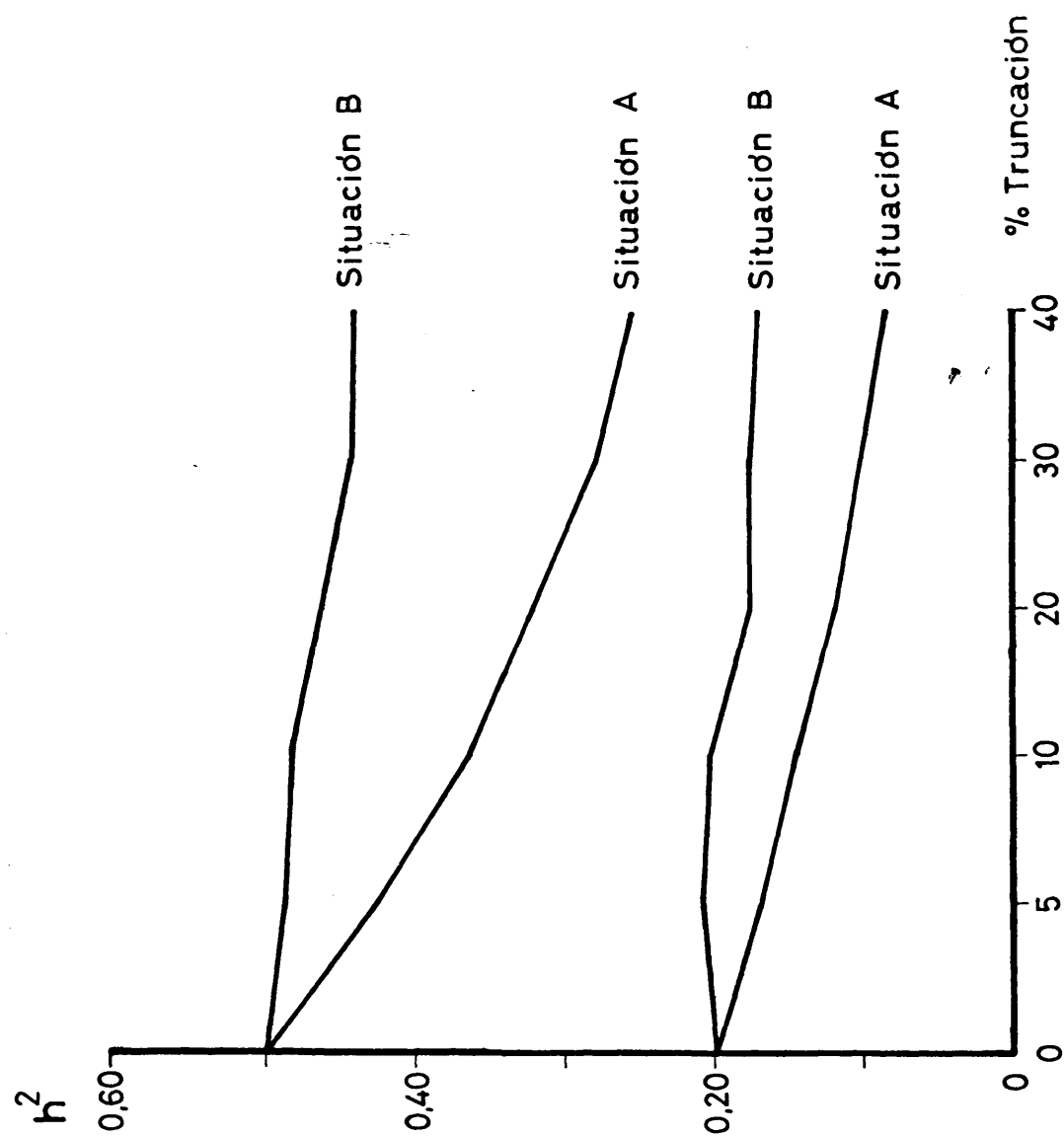


Figura 3.- Estimaciones de heredabilidades correspondientes a un carácter de distribución truncada para distintas proporciones de truncamiento y diferentes valores de la heredabilidad verdadera.

3. Conclusiones.

Los resultados obtenidos son fáciles de interpretar y pueden resumirse así:

- 1) La falta de normalidad de los datos debido al truncamiento hace que la estima de la heredabilidad sea inferior a su verdadero valor.
- 2) El sesgo de la estima sigue la misma pauta tanto si la estimación de la heredabilidad se hace con las técnicas del análisis de varianza o de la regresión. Este hecho resultó en principio sorprendente, porque las previsiones iniciales eran que el incumplimiento de la condición de no normalidad afectaría menos a la estima de la heredabilidad por regresión puesto que la distribución de las medias familiares tiende a ser normal aun cuando la distribución del carácter no lo sea.
- 3) La reducción relativa en el valor de la heredabilidad estimada es similar en cualquiera de los dos niveles de heredabilidad verdadera estudiados.
- 4) El efecto del truncamiento es mucho mayor en la situación A para la que hay un efecto sensible a partir del 5% de truncación. En la situación B, por el contrario, porcentajes de truncación incluso superiores al 10% no alteran en exceso la estima.
- 5) La magnitud de los errores (calculados empíricamente) no se ven afectados por el truncamiento.

MATERIAL Y METODOS

MATERIAL EXPERIMENTAL

El organismo piloto utilizado en este trabajo ha sido la especie *Tribolium castaneum* Herbst, coleóptero de la subfamilia Ulominae perteneciente a la familia Tenebrionidae.

Los caracteres estudiados fueron:

- Peso de la pupa a los 21 días después del apareamiento. Este carácter lleva implícita la precocidad ya que sólo se consideran los individuos que han alcanzado el estado de pupa a esa edad (FUENTES, 1973).
- Peso del insecto adulto a las dos semanas después de la emergencia.
- Puesta de hembras vírgenes del 7° al 11° día después de la emergencia del adulto, periodo que puede considerarse representativo de la puesta total de vírgenes en el ciclo reproductivo (OROZCO, CAMPO Y TAGARRO, 1973).

El medio ambiente al que estuvieron sometidos los insectos está definido por una temperatura de $33 \pm 0,25^{\circ}\text{C}$ y $70 \pm 1\%$ de humedad relativa. Esta temperatura se considera que hace máxima la puesta de hembras vírgenes durante el periodo que nos interesa (OROZCO Y FUENTES, 1970; FUENTES Y OROZCO, 1970). Estas condiciones ambientales están controladas mediante la utilización de incubadoras Jamesway del tipo empleado para huevos de gallina, convenientemente modificadas. Además del control automático propio de las incubadoras se dispone de termohigrógrafos para registrar los cambios "macro" y "microambientales" que puedan ocurrir siendo la regulación de temperatura y humedad muy satisfactoria como indican los márgenes de variación citados.

El medio de cultivo, que además de alimento proporciona soporte físico, está compuesto por una mezcla pulverulenta de 95% de harina de trigo y 4% de levadura de cerveza desecada. Esta mezcla es tamizada por cribas de 0,59 mm. de luz, si va

a ser destinada a la alimentación y por cribas de 0,21 mm. si va a ser destinada a la recogida de puesta, ya que los huevos son de tamaño ligeramente superior y se separan fácilmente mediante cribado.

Durante el apareamiento y los primeros veintiún días los insectos se alojan en recipientes cilíndricos de cristal de 29 x 70 mm. Si va a ser evaluada la puesta se individualizan las hembras a partir del 7º día después de la emergencia en recipientes cilíndricos de cristal de 29 x 35 mm. Para cerrar ambos tipos de recipientes se utilizan tapas de plástico duro que encajan sin llegar a cerrar herméticamente, permitiendo el intercambio gaseoso con el exterior.

A continuación se detallan las operaciones efectuadas a lo largo del ciclo biológico:

<u>Número de días desde el apareamiento</u>	<u>Operación</u>
0	<u>Apareamiento</u> . Se coloca un macho y una hembra en un pocillo alto con harina gruesa (0,59 mm.) lleno en sus tres cuartas partes.
21-22	<u>Sexado</u> : Se criba el contenido del pocillo y se separan los sexos en estado de pupa. Las hembras vistas ventralmente tienen en el extremo del abdomen dos apéndices cónicos de forma semejante a una M. ausente en los machos. Las pupas se colocan por familias en pocillos pequeños con poco medio de cultivo y si procede se pesan con ayuda de una balanza Mettler H10 de 1 µgr. de sensibilidad.
30	<u>Cambio de medio</u> : si va a ser evaluada la puesta, se criba el contenido de los pocillos y se coloca cada hembra en 2 gr. de medio alimenticio fino y estéril.

Número de días
desde el apareamiento

Operación

- | | |
|----|---|
| 34 | <u>Recogida de puesta:</u> Mediante un sistema de doble cribado se separan la harina, los huevos y la hembra. Los huevos quedan en los pocillos ya limpios, y se cuentan con un estereomicroscopio usando un aumento de 7-10X |
| 37 | Se limpian de harina los insectos y se pesan individualmente. |

También se han utilizado cajas de población, en el experimento I. Estas cajas, de plástico blanco con tapa transparente, fueron de tamaño 70 x 34 x 7 cm. con 1,5 Kg. de medio alimenticio y capaces de sostener una población de 2000-3000 individuos. En parte de las cajas se evitaba el solapamiento de generaciones para lo cual los insectos adultos permanecían en las cajas durante una semana al cabo de la cual eran retirados. Las cajas se cribaban un mes después y los adultos eran de nuevo colocados en ella junto con medio alimenticio estéril. En las cajas en las que no se impedía el solapamiento de generaciones se añadía cada mes una pequeña cantidad de medio alimenticio (unos 250 gr.).

DISEÑO EXPERIMENTAL

Experimento I

a) Origen de las poblaciones.

El experimento se llevó a cabo con seis poblaciones naturales y dos de laboratorio. Las primeras fueron recogidas en

1973 en distintas localidades del Sur de la península y su denominación corresponde al lugar de origen. En el siguiente cuadro se indican los nombres de las poblaciones y el número de individuos que fueron recogidos en cada caso:

<u>Población</u>	<u>Nº de individuos recogidos</u>
Sevilla	184
Navalmoral	236
Andújar	229
Carpio	229
Jerez	290
Osuna	286

En realidad las poblaciones que llamamos naturales no son tal, sino que se trata más bien de poblaciones en estado de semidomesticación puesto que proceden de hábitats ligados al hombre: silos, fábricas de harina, etc.

Las dos poblaciones de laboratorio las denominaremos Consejo y Purdue. La primera de ellas fue obtenida en 1964 a través del Consejo Superior de Investigaciones Científicas procedente de la provincia de Madrid y la segunda se trajo del Departamento de Genética de la Universidad de Purdue (Lafayette, Indiana, USA). Ambas poblaciones han permanecido desde entonces en cajas de poblaciones en nuestro laboratorio sin estar sometidas a selección artificial y con un mínimo de consanguinidad.

- b) Estudio del comportamiento de los parámetros peso y puesta en condiciones de laboratorio.

Las poblaciones naturales se mantuvieron durante cuatro generaciones en el laboratorio. En cada generación se elegían como reproductores 100 machos y 100 hembras tomados al azar de la población. Con ellos se formaban 100 familias y de cada una de ellas se evaluaban tres machos y tres hembras (excepto en la generación 2 en la que fueron evaluados dos machos

y seis hembras). Las pupas tanto machos como hembras se pesaron en todas las generaciones, evaluándose 300 machos y 300 hembras por población y generación.

El peso de adultos sólo se evaluó en los insectos recién recolectados y en la generación siguiente (generación 1) y la puesta de hembras vírgenes fue evaluada únicamente en las generaciones primera (seis hembras por familia) y cuarta (tres hembras por familia).

Paralelamente las poblaciones naturales se mantuvieron durante cuatro generaciones en cajas de población. Por cada población se conservaban dos cajas: en una de ellas se permitía el solapamiento de generaciones y se evitaba en la otra de la forma descrita anteriormente.

Las dos poblaciones de laboratorio fueron valoradas una sola vez al final del experimento a partir de 100 familias, evaluándose el peso de tres machos y tres hembras por familia, tanto en estado de pupa como de adulto, así como la puesta de seis hembras por familia.

c) Selección divergente.

En la generación 1 se formó, en cada una de las poblaciones, dos líneas de selección para alto y bajo peso de pupas hembras, que se continuó durante cuatro generaciones en cada una de las cuales se elegían 5 hembras de 50 (intensidad de selección = 0,86).

Experimento II

a) Origen de las estirpes.

Esta experiencia se ha llevado a cabo en dos estirpes: Consejo (C) y Coronada (L) y una sintética formada con ellas.

La estirpe Consejo es la misma que la utilizada en el experimento I y la estirpe Coronada fue recogida en 1973 en una fábrica de harina de La Coronada de la Serena, provincia de Badajoz.

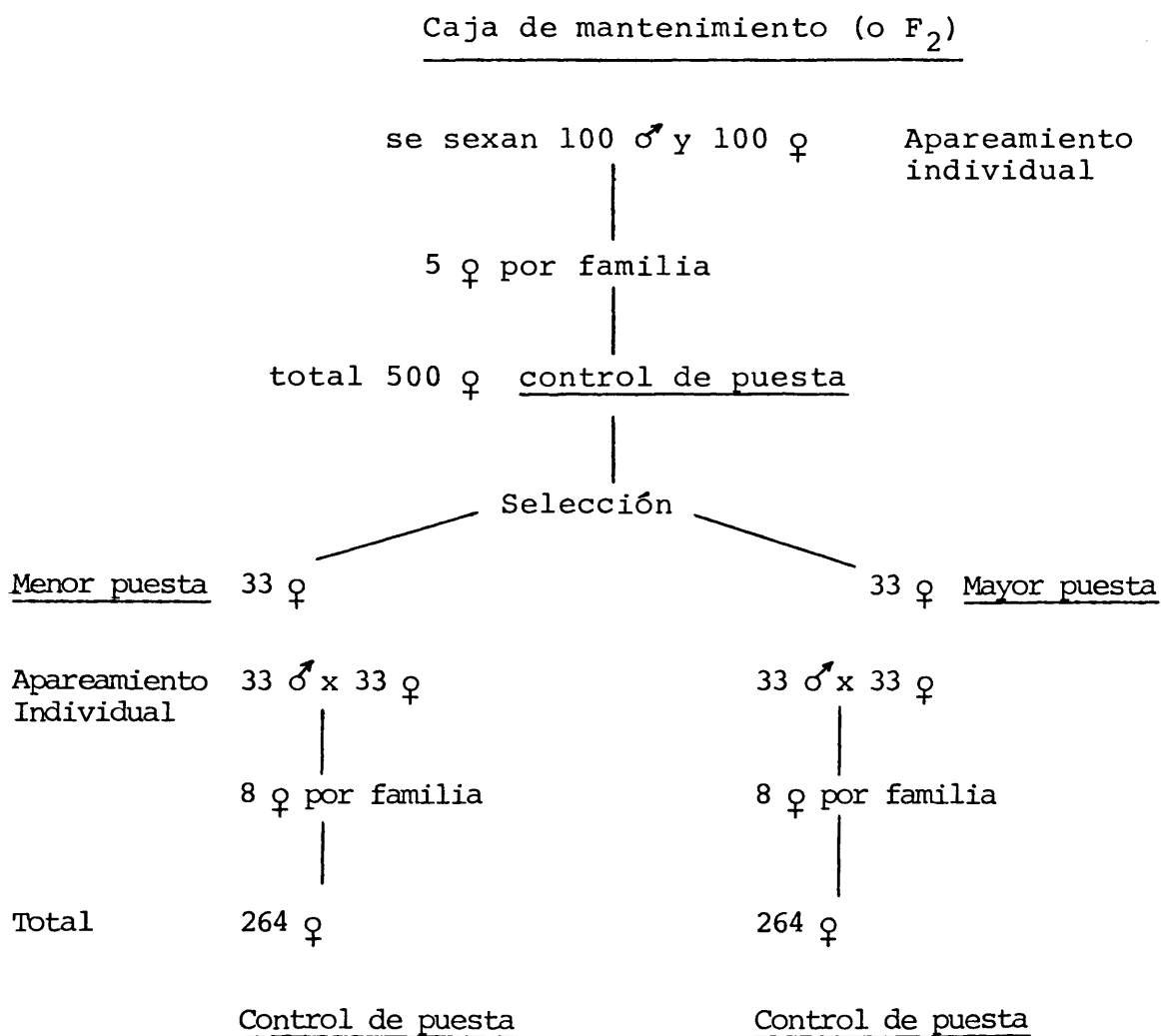
Para constituir la población sintética se efectuaron 100 apareamientos de machos C x hembras L y 100 de machos L x hembras C. De la F_1 obtenida, formamos una F_2 con los 100 apareamientos siguientes:

25 ♂ LC	x	25 ♀ LC
25 ♂ CL	x	25 ♀ LC
25 ♂ LC	x	25 ♀ CL
25 ♂ CL	x	25 ♀ CL

b) Estima de parámetros en la población base.

Para estimar la heredabilidad por regresión se utilizó el diseño óptimo de HILL (1970). En el caso de la puesta del 9° al 11° día, a partir de 100 apareamientos de la F_2 (o a partir de 100 apareamientos de machos y hembras tomadas al azar de las cajas de mantenimiento para las estirpes C y L) se tomaron cinco hembras por familia evaluándose la puesta individualmente. Se seleccionaron las 33 hembras de mayor puesta y las 33 de menor puesta, se aparearon con machos al azar y se evaluó la puesta de ocho hembras hijas de cada apareamiento.

El diseño experimental se muestra en el siguiente esquema:



La estima de los parámetros de la población base para el carácter puesta del 7° al 11° día se hizo de manera similar pero en este caso, dado que la heredabilidad, por cálculos previos, se sabía que era superior a la de la puesta de dos días, el número de hembras evaluadas de la generación parental fue de 700 de las que se seleccionaron las 55 hembras de mayor y las 55 de menor puesta. De cada uno de los 110 apareamientos a los que dieron lugar se tomaron siete hembras de cada uno de ellos en los que se valoró el carácter.

c) Formación de las subpoblaciones.

La experiencia consta de dos repeticiones, en cada una de las cuales se estudian cuatro subpoblaciones o líneas de las estirpes Consejo y Coronada y ocho de la Sintética. El número de hembras evaluadas en cada línea es de 30 procedentes de seis familias (cinco hembras por familia).

La constitución de las líneas se hizo del siguiente modo: para cada repetición, a partir de cajas de mantenimiento C y L se sexaron 240 machos y 240 hembras de cada una y se realizaron los siguientes apareamientos:

120 ♂ C x 120 ♀ C
120 ♂ C x 120 ♀ L
120 ♂ L x 120 ♀ C
120 ♂ L x 120 ♀ L

De las 480 familias resultantes se tomó un macho y una hembra por familia. Las hembras fueron evaluadas y esta población se consideró como la generación 00.

En las estirpes Consejo y Coronada las hembras evaluadas se aparearon con machos al azar de su propia estirpe mientras que en la sintética los apareamientos se llevaron a cabo como sigue:

60 ♂ LC x ♀ LC
60 ♂ LC x ♀ CL
60 ♂ CL x ♀ LC
60 ♂ CL x ♀ CL

De todos los apareamientos, tanto de las estirpes C y L como de la sintética se tomaron un macho y una hembra por familia y se midió la puesta de las hembras. Estos individuos constituyen la generación 0.

En la página siguiente se presenta un esquema de la formación de una de las repeticiones.

d) Selección intralíneas.

La selección fue siempre dentro de cada línea y de cada grupo de 30 hembras, se seleccionaron las seis hembras de mayor puesta y se aparearon individualmente con seis machos tomados al azar de su mismo grupo. De cada familia se tomaron cinco hembras y cinco machos para constituir la siguiente generación y así sucesivamente.

La proporción seleccionada fue del 20% lo que equivale a una intensidad de selección de 0,677 (BECKER, 1964).

e) Estrategias de cruzamientos entre líneas seleccionadas.

En la generación 11 las líneas seleccionadas se cruzaron dos a dos dentro de cada población utilizándose dos estrategias distintas:

Estrategia A

La nueva línea cruce de otras dos se formó a partir de las seis hembras seleccionadas y de seis machos tomados al azar en cada una de ellas. El apareamiento es totalmente aleatorio permitiendo aparearse a machos y hembras tanto de la misma como de distinta línea. Este tipo de estrategia se aplica a las líneas siguientes:

CONSEJO (C)

Cajas de reproducción

Se sexan 240 ♀ y 240 ♂

SINTETICA

CORONADA (L)

Cajas de reproducción

Se sexan 240 ♂ y 240 ♀

Apto. (00) 120 ♂ C x 120 ♀ C

120 (♂ C x ♀ L), 120 (♂ L x ♀ C)

120 ♂ L x 120 ♀ L

G (00) Se toma 1 ♂ y 1 ♀ por familia

Se toma 1 ♂ y 1 ♀ por familia

Se toma 1 ♂ y 1 ♀ por familia

Control de Puesta

Control de Puesta

Control de puesta

Apto. (0) Se aparean individualmente

Se aparean individualmente

Se aparean individualmente

120 ♂ C x 120 ♀ C

60 ♂ LC x ♀ LC

60 ♂ LC x ♀ CL

60 ♂ CL x ♀ LC

60 ♂ CL x ♀ CL

120 ♂ L x 120 ♀ L

G (0) Se toma 1 ♂ y 1 ♀ por familia

Se toma 1 ♂ y 1 ♀ por familia

Se toma 1 ♂ y 1 ♀ por familia

Control de puesta

Control de puesta

Control de puesta

<u>Consejo</u>	<u>Sintética</u>	<u>Coronada</u>
C1 x C2	S1 x S2	L1 x L2
C5 x C6	S5 x S6	L5 x L6
	S9 x S10	
	S13 x S14	

De cada apareamiento se tomaron cinco hembras y cinco machos con lo que las líneas estuvieron constituidas por 60 hembras evaluadas, de las que se seleccionó el 20% superior.

Estrategia B

Todas las hembras que hubieran sido evaluadas en el caso de seguirse el esquema de la selección intralíneas entran a formar parte de la nueva línea cruce por apareamientos de las 30 hembras de cada una de las líneas con machos correspondientes a ambas líneas totalmente al azar. Las líneas que siguieron esta estrategia de cruzamiento fueron:

<u>Consejo</u>	<u>Sintética</u>	<u>Coronada</u>
C3 x C4	C3 x C4	C3 x C4
C7 x C8	C7 x C8	C7 x C8
	C11 x C12	
	C15 x C16	

De cada apareamiento se tomaron un macho y una hembra para constituir la nueva línea.

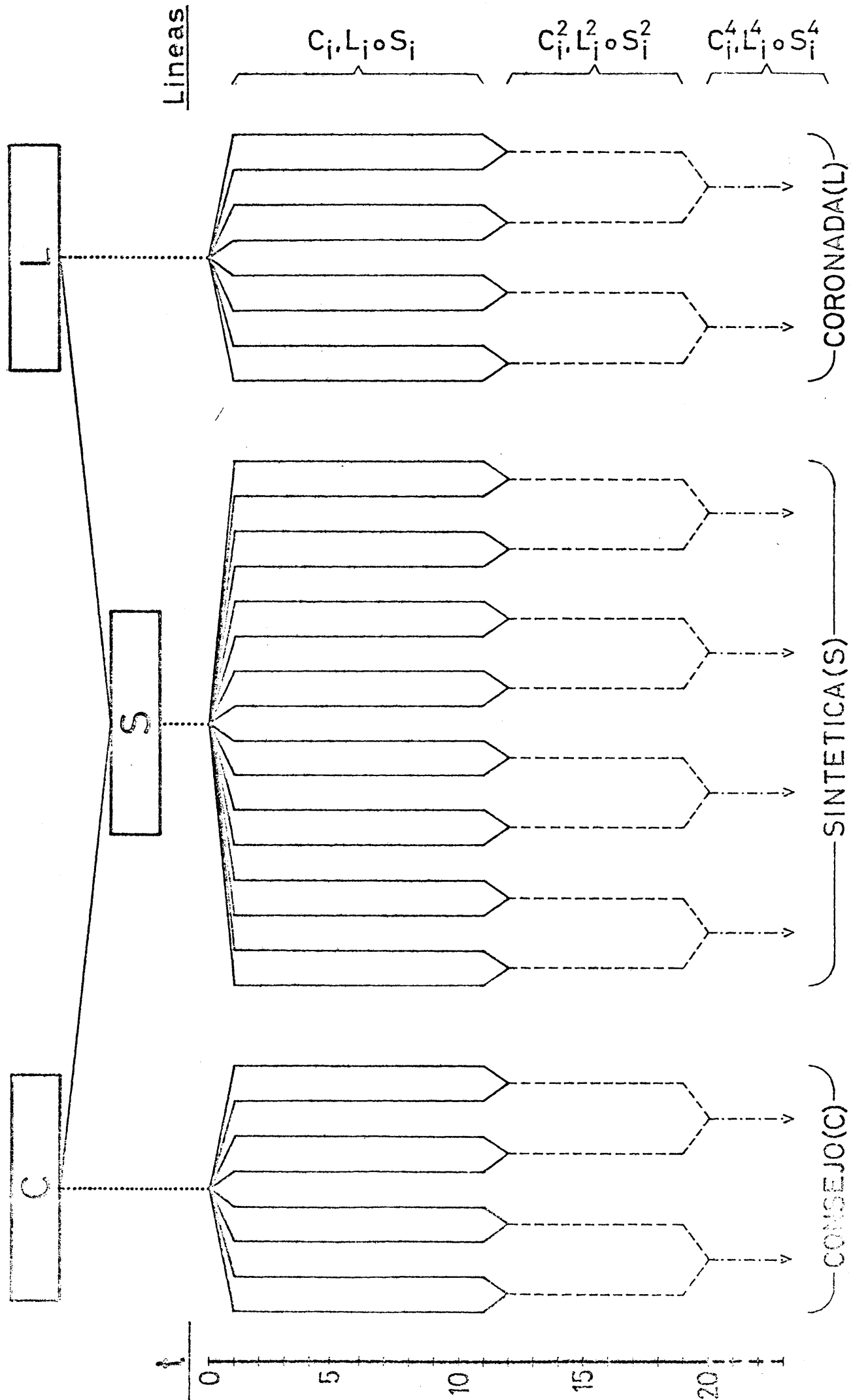
Para cualquiera de las dos estrategias a partir de la generación 11 el número de líneas fue la mitad pero cada una de ellas con el doble número de individuos por lo que el tamaño total de la experiencia permaneció constante.

La proporción de individuos seleccionados tampoco fue modificada aunque en esta segunda fase 12 hembras y 12 machos fuesen seleccionados a partir de 60 hembras evaluadas y de 60 machos tomados al azar en cada línea con lo que la intensidad de selección quedaba modificada sólo ligeramente ($i = 0,688$).

En la generación 19 se volvieron a cruzar las líneas dos a dos dentro de cada estirpe. En este caso la estrategia seguida fue sólo la B. El resultado fue obtener dos líneas por cada estirpe de 120 machos y 120 hembras.

La selección se continuó hasta la generación 29 manteniéndose también durante esta tercera fase la misma proporción seleccionada.

En la página siguiente se presenta un esquema del diseño experimental.



METODOS ESTADISTICOS

Prueba de Barlett de homogeneidad de varianzas.

(BENNET Y FRANKLIN, 1954)

Es la prueba más clásica para contrastar la hipótesis de la igualdad de varianzas de varias muestras, aunque presenta el inconveniente de ser bastante sensible al alejamiento de normalidad en la distribución de frecuencias.

Sean k varianzas muestrales $S_1^2, S_2^2, \dots, S_k^2$ con $n_i - 1$ grados de libertad. Calculamos una varianza ponderada

$$S^2 = \frac{\sum_{i=1}^k (n_i - 1) S_i^2}{\sum_{i=1}^k (n_i - 1)}$$

y las expresiones:

$$A = 2,3026 \left[\sum_{i=1}^k (n_i - 1) \log S^2 - \sum_{i=1}^k (n_i - 1) \log S_i^2 \right]$$

$$C = 1 + \frac{1}{3(k-1)} \left[\sum_{i=1}^k \frac{1}{n_i - 1} - \frac{1}{\sum_{i=1}^k (n_i - 1)} \right]$$

La expresión A/C se distribuye aproximadamente como una $\chi^2(k-1)$ bajo la hipótesis nula de igualdad de las varianzas.

Prueba Q de Burr-Foster de homogeneidad de varianzas.

(ANDERSON y McLEAN, 1974).

Esta prueba es mucho menos sensible a las desviaciones de la normalidad. Para k muestras de varianzas S_i^2 y grados de libertad $n_i - 1$, donde $i = 1, \dots, k$, calculamos el estadístico:

$$q = \frac{\frac{\sum_{i=1}^k (n_i - 1) S_i^4}{k}}{K \frac{\sum_{i=1}^k (n_i - 1) S_i^2}{2}}$$

Los valores críticos para la distribución Q pueden encontrarse en ANDERSON (1974). Para valores de n_i grandes ($n_i > 60$) la distribución de:

$$\frac{(kq-1) \sum_{i=1}^k (n_i - 1)}{2}$$

se aproxima asintóticamente a una distribución $\chi^2(k-1)$.

Prueba χ^2 como estima de la calidad de ajuste a una distribución normal (SNEDECOR y COCHRAN, 1956).

Primeramente es necesario agrupar los datos en clases para formar una distribución de frecuencias de forma que el número de valores de cada clase nunca sea inferior a cinco, y calcular la media y la desviación típica. A partir de una distribución normal ajustada a estos parámetros se obtienen las frecuencias esperadas para cada clase.

El contraste se efectúa calculando la expresión:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(f_i - F_i)^2}{F_i}$$

donde k es el número de clases, f_i la frecuencia observada y F_i la frecuencia teórica esperada, con $k-3$ grados de libertad.

Prueba F-asim para comparación de medias. (SOKAL y ROHLF, 1969).

Una condición que deben satisfacer los datos para que los resultados de un análisis de varianza sean válidos es la de homocedasticidad o igualdad de varianzas. Si no se cumple, existe una modificación del análisis de varianza je-

rárquico simple debida a WELCH (1951) que nos permite comparar medias de grupos aun cuando las varianzas de éstos difieran.

Para k grupos de tamaños n_i , medias $\bar{x}_{i.}$, y varianzas s_i^2 calculamos en cada grupo $w_i = \frac{n_i}{s_i^2}$ y a partir de estos valores la expresión:

$$F\text{-asim} = \frac{\frac{k \sum w_i \bar{x}_{i.}^2 - \frac{(\sum w_i \bar{x}_{i.})^2}{k}}{\sum w_i}}{k - 1} \div \frac{1 + \frac{2(k-2)}{k^2-1} \sum \frac{k \left[1 - \frac{w_i}{k} \right]^2}{n_i - 1}}{1}$$

Esta F-asim se distribuye aproximadamente como una F con v_1 y v_2 grados de libertad, siendo

$$v_1 = k-1$$

$$v_2 = \frac{k^2 - 1}{\sum \frac{k \left[1 - \frac{w_i}{k} \right]^2}{n_i - 1}}$$

Análisis de regresión (FALCONER, 1960)

Para estimar heredabilidades se ha utilizado el coeficiente de regresión progenie-madre o progenie-media de padres.

El modelo estadístico en este caso es:

$$Y_i = a + bX_i + E_i$$

donde \underline{Y} es la media de la progenie y \underline{X} el valor de la madre o de la media de los dos progenitores.

Después de obtener el coeficiente de regresión lineal (b) y su error típico (σ_b), la heredabilidad y su error típico es:

$$h^2 \pm \sigma_{h^2}^2 = 2b \pm 2\sigma_b$$

para el caso de la regresión de la media familiar sobre el valor de uno de los progenitores:

$$h^2 \pm \sigma_{h^2}^2 = b \pm \sigma_b$$

para el caso de la regresión de la media familiar sobre el valor medio del carácter en ambos progenitores.

Análisis de varianza para estimar la heredabilidad. (BECKER, 1964).

El análisis de varianza de los valores fenotípicos individuales clasificados por familias nos permite estimar la heredabilidad. El modelo estadístico, jerárquico simple, ajustado al tipo de apareamiento es:

$$X_{ij} = \mu + F_i + I_{j(i)}$$

siendo $I_{j(i)}$ el efecto aleatorio del individuo j dentro de la familia i y F_i es el efecto de la familia i resultante de un apareamiento individual.

Puesto que las familias fueron siempre de hermanos enteros la varianza aditiva se estimó como el doble de la varianza familiar (o entregrupos) siendo la varianza fenotípica igual a la suma de esta más la individual (o intra-grupos).

$$\sigma_A^2 = 2\sigma_F^2$$

$$\sigma_P^2 = \sigma^2 + \sigma_p^2$$

La estima de la heredabilidad es:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

y su error típico:

$$\sigma_{h^2} = \frac{2\sigma^2(\sigma^2 + n\sigma_F^2)}{n(\sigma_P^2)^2} \sqrt{2\left\{\frac{1}{f-1} + \frac{1}{f(n-1)}\right\}}$$

siendo \underline{f} el número de familias y \underline{n} el número medio de individuos por familia.

Diseño Óptimo para estimar la heredabilidad.

HILL (1970) hizo notar que, como la varianza de muestreo de la estima de un coeficiente de regresión lineal es inversamente proporcional a la suma de cuadrados de la variable independiente, se puede mejorar la estima disminuyendo esta suma de cuadrados, si se seleccionan los mejores y los peores individuos de una determinada población para realizar los apareamientos necesarios para la obtención de esta estima.

Si consideramos la regresión de la media de la descendencia sobre uno de los padres, la varianza de la heredabilidad es:

$$V(h^2) = \frac{2(2pn + 1)\left\{1 + \frac{1}{2}(n-1)h^2 - \frac{1}{4}nh^4\right\}}{Tnp(1 + ix)}$$

siendo:

T = número total de individuos medidos e igual a $M(2np + 1)$.

n = número de individuos por familia.

M = número de individuos medidos inicialmente.

p = proporción de individuos seleccionados.

x = abcisa correspondiente al punto de truncación.

Las condiciones que hacen esta varianza muestral mínima son:

$$\frac{\delta V(h^2)}{\delta n} = 0 \quad n^2 p = \frac{1}{h^2}$$

$$\frac{\delta V(h^2)}{\delta p} = 0 \quad n = \frac{x^2}{p\{1 + ix - x^2\}}$$

Los valores de n y p óptimos para el rango de valores de la heredabilidad que nos interesa se presentan en la Tabla 6 junto con los valores de la varianza de la estima.

En la Tabla 7 se expone el número total de individuos que deben ser medidos para distintos valores de heredabilidades y de varianzas muestrales de la misma.

Con ayuda de estas tablas es fácil diseñar cual es el diseño óptimo en unas condiciones dadas.

Análisis de la variabilidad de la respuesta a la selección.

Es de interés, poder predecir a partir de los datos de la población base cual será la variabilidad de la respuesta a la selección en un conjunto de réplicas procedentes de dicha población base. HILL (1974) estableció como es posible calcularla.

Sea un carácter aditivo con varianza fenotípica σ^2 y heredabilidad h^2 y supongamos que el fenotipo y el valor mejorante se distribuyen según una normal bivalente y que practicamos selección por truncamiento eligiendo los M individuos mejores de un conjunto de N.

TABLA 6

Valores de \underline{n} y \underline{p} Óptimos para distintos valores de la heredabilidad.

$\underline{h^2}$	\underline{n}	$\underline{p(\%)}$	$\underline{V(h^2)}$
0,20	8	7,7	3,2/T
0,25	7	8,4	3,44/T
0,30	6	9,1	3,64/T

TABLA 7

Número total de individuos medidos para distintos valores de heredabilidad y de las varianzas muestrales de la misma

	$\underline{h^2}$		
$\underline{V(h^2)}$	$\underline{0,20}$	$\underline{0,25}$	$\underline{0,30}$
0,05	1280	1376	1456
0,04	2000	2150	2275
0,03	3555	3822	4044

Consideremos una generación de selección: Sea μ el valor mejorante medio de los padres, \bar{X} la media fenotípica de un grupo de M descendientes, \bar{Y} la media fenotípica de los individuos seleccionados y \bar{Z} su valor mejorante medio.

De la teoría de regresión sabemos que:

$$\bar{Z} = \mu + h^2(\bar{Y} - \mu) + \bar{e}$$

$$V(\bar{Z}) = h^4 V(\bar{Y}) + \frac{h^2(1-h^2)}{N} \sigma^2$$

$V(\bar{Y})$ es la varianza de la media de los N estadísticos de orden de valor más alto de una muestra de tamaño M . Según SCHAEFFER y colab. (1970) es aproximadamente:

$$V(\bar{Y}) = K_p \frac{\sigma^2}{N}$$

y los valores de K_p para distintos valores de p y h^2 vienen dados por HILL (1974)

$$V(\bar{Z}) = \frac{h^2 \sigma^2 \{1 - (1 - K_p) h^2\}}{N}$$

Este resultado puede extenderse a varias generaciones si suponemos que las heredabilidades y las varianzas no cambian. $V(\bar{Z})$ es la varianza atribuible a deriva (σ_d^2) por generación puesto que \bar{Z} toma el lugar de μ en la siguiente generación. Hay otra fuente de error no acumulativa y debida a la estima del valor mejorante medio de los padres, a través de la media fenotípica de la progenie, de valor:

$$V(\bar{x} - \mu) = (1 - \frac{1}{2} h^2) \frac{\sigma^2}{M}$$

si los tamaños familiares son iguales. Si los tamaños familiares son variables se aproxima a $\frac{\sigma^2}{M}$.

Llamando \bar{x}_i a la media en la generición i

$$V(\bar{x}_i) = i \sigma_d^2 + \frac{\sigma^2}{M} + \sigma_c^2$$

σ_c^2 corresponde a la varianza ambiental común a todos los individuos de una línea en cualquier generación y que tampoco es acumulativa.

Hasta aquí, la varianza de deriva la consideramos incondicional respecto al diferencial de selección, puesto que suponemos un sistema fijo de tipo de selección, esto es, que de los M individuos medidos se seleccionan los N individuos con fenotipo más alto. Podemos computar también la varianza de la respuesta condicional respecto al diferencial de selección, sin especificar como se eligen los individuos. Esta varianza condicional es algo menor y de valor:

$$\frac{\sigma^2 h^2}{N} \{1 - (1-p)h^2\}$$

Sin embargo y tal como señala HILL (1973) existe entre ellas una diferencia conceptual importante, y es que desde un punto de vista formal deberemos usar la varianza condicional cuando usemos la regresión de la respuesta sobre el diferencial de selección para estimar las heredabilidades realizadas y la varianza incondicional cuando predecimos la variabilidad entre réplicas "a priori".

Estima de la heredabilidad realizada (HILL, 1973, 1972 a,b).

Hay varios estimadores lineales e insesgados de la heredabilidad realizada. El más utilizado, debido a FALCONER (1960), es el coeficiente de regresión (b_c) de la respuesta acumulada sobre el diferencial de selección acumulado. Este estimador es el más eficiente si los errores no están correlacionados y tienen igual varianza. Si toda la varianza es atribuible a deriva, el mejor estimador es el coeficiente de regresión (b_I) de la respuesta individual por generación sobre el diferencial de selección por generación. El estimador más sencillo y que puede ser el óptimo si la varianza debida

a ambiente común es grande y la heredabilidad baja, es el cociente entre la respuesta total y el diferencial de selección total (b_R). Para cada una de estas fórmulas HILL (1972b) ha calculado la varianza muestral de la heredabilidad realizada, tal como se muestra a continuación suponiendo que los diferenciales de selección en cada generación son iguales.

$$\text{Acumulativa: } b_c = \frac{\sum_{i=0}^t (S_i - \bar{S})(X_i - \bar{X})}{\sum_{i=0}^t (S_i - \bar{S})^2}$$

$$V(b_c) = \frac{12}{s^2 t(t+1)(t+2)} \left(\frac{t^2 + 2t + 2}{10} \sigma_d^2 + \sigma_e^2 \right)$$

$$\text{Individual: } b_I = \frac{\sum_{i=1}^t \frac{s_i r_i}{s_i^2}}{s^2}$$

$$V(b_I) = \frac{1}{s^2 t^2} (t \sigma_d^2 + 2 \sigma_e^2)$$

$$\text{Cociente: } b_R = \frac{X_t - X_0}{S_t}$$

$$V(b_R) = V(b_I)$$

Los parámetros necesarios en el cálculo son los siguientes:

h^2 = heredabilidad. Suponemos que el carácter es aditivo.

t = duración del experimento en generaciones

X_i = media fenotípica en la generación i

Y_i = media fenotípica de los individuos seleccionados en la generación i

$r_i = X_i - X_{i-1}$, respuesta entre las generaciones $i-1$ e i

$s_i = Y_{i-1} - X_{i-1}$, diferencial de selección aplicado en la generación $i-1$.

$S_i = \sum_{j=1}^i s_j$, diferencial de selección acumulado.

σ^2 = varianza fenotípica.

σ_d^2 = varianza de deriva, incondicional respecto al diferencial de selección y de valor:

$$\frac{h^2 \sigma^2}{N} \{1 - (1-p)h^2\}$$

$$\sigma_e^2 = \frac{\sigma^2 (1-h^2)}{M} + \sigma_c^2$$

σ_c^2 = varianza común a todos los individuos de una generación. Es la más difícil de estimar. HILL (1972b) da la siguiente fórmula:

$$\sigma_c^2 = U(b_c) \sum_{i=0}^t (S_i - \bar{S})^2 - \frac{(t+3)\sigma_d^2}{15} - \frac{\sigma^2 (1-h^2)}{M}$$

siendo $U(b_c)$ la varianza del coeficiente de regresión b_c , calculado según el procedimiento usual en teoría de regresión.

Cálculo del coeficiente de consanguinidad a través del tamaño efectivo.

Las fórmulas que relacionan el aumento del coeficiente de consanguinidad al aumentar el número de generaciones, debido al tamaño finito de una población fueron desarrollados por MALECOT (1969). En el caso de una población ideal, esto es, para N individuos capaces de autofecundación

$$F_t = 1 - \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^t$$

siendo F_t el coeficiente de consanguinidad en la generación t .

Si las condiciones de la población ideal no se cumplen, deberemos sustituir N por N_e , tamaño efectivo de la población. En el caso de una población bisexual y con diferentes tamaños familiares (CROW Y KIMURA, 1970).

$$N_e = \frac{\bar{k} N - 2}{\bar{k} - 1 + \frac{V_k}{\bar{k}}}$$

siendo \bar{k} y V_k la media y la varianza de los tamaños familiares.

Si los tamaños son diferentes en generaciones sucesivas:

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{t} \left\{ \frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_t} \right\}$$

Bajo selección artificial, el número efectivo será también menor que el número actual, puesto que la probabilidad de que se parezcan genéticamente los \underline{N} individuos seleccionados es mayor que la de \underline{N} individuos tomados al azar ROBERTSON (1961) ha tratado este problema y da la siguiente fórmula:

$$\frac{N}{N_e} = 1 + 2 i h^2 \{1 - h^2 i (i - x)\}$$

siendo \underline{i} la intensidad de selección, h^2 la heredabilidad, y \underline{x} el valor de la abcisa en el punto de truncamiento.

Cálculo del coeficiente de consanguinidad a través de genealogías.

Habida cuenta de que en el proceso selectivo los tamaños familiares no pudieron siempre mantenerse constantes,

y que se produjeron fallos en algunos apareamientos, resulta más exacto recurrir, para el cálculo del coeficiente de consanguinidad, al conocimiento de las genealogías de cada uno de los individuos que forman una generación.

Con este fin se utilizó un programa de computador en lenguaje Fortran IV siguiendo el desarrollado por LI Y RODERICK (1970).

El programa funciona obteniendo el coeficiente de consanguinidad $F(I)_n$ de cada miembro de una determinada generación, a través de la matriz de los coeficientes de parentesco de la generación anterior $A(I,J)$, y luego generar una nueva matriz de coeficientes de parentesco $B(I,J)$ que a su vez proporciona $F(I)_{n+1}$ para los individuos de la próxima generación. Las fórmulas utilizadas en los cálculos anteriores son las siguientes:

1ª. Coeficiente de consanguinidad de un individuo:

$$F(I) \text{ de } G_n = A(J,K) \text{ de } G_{n-1}$$

2ª. Coeficiente de parentesco de un individuo consigo mismo:

$$I = J$$

$$B(I,J) = \{F(I) \text{ de } G_n + 1, 0\} / 2, 0$$

3ª. Coeficiente de parentesco de dos individuos:

Sean \underline{M} y \underline{N} los padres de \underline{J} y \underline{P} y \underline{Q} los de \underline{K} se cumple que:

$$B(J,K) = \frac{A(M,P) + A(M,Q) + A(N,P) + A(N,Q)}{4}$$

Prueba de la linealidad de la recta de regresión
(SOKAL y ROHLF, 1969).

En la teoría clásica de regresión, suponemos que para cada valor de la variable independiente X_i , existe una dis-

tribución condicionada de la variable dependiente y_{ij} , normal, de media μ_i y de varianza σ^2 . Suponemos igualmente que las μ_i están sobre una recta:

$$\mu_i = \alpha + \beta(x_i - \bar{x})$$

que estimaremos por la ecuación:

$$\hat{y}_i = a + b(x_i - \bar{x})$$

Si disponemos de varias observaciones de la variable y_{ij} por cada valor de x_i , existen dos estimas independientes de σ^2 que nos proporcionan una forma de contrastar la linealidad de la regresión

$$E \left[\frac{\sum_{i=1}^k n_i (\bar{y}_{i.} - \hat{y}_i)^2}{k - 2} \right] = \sigma^2 + \frac{1}{k-2} \sum_{i=0}^k n_i \{ \mu_i - \alpha - \beta(x_i - \bar{x}) \}^2$$

$$E \left[\frac{\sum_i \sum_j n_{ij} (y_{ij} - \bar{y}_{i.})^2}{n - k} \right] = \sigma^2$$

Si la hipótesis de la linealidad es cierta ambos cuadrados medios estiman σ^2 . La comparación se hace por medio del cociente entre ambos que se distribuye según una F con $k-2$ y $n-k$ grados de libertad.

Comparación de las pendientes de varias rectas de regresión (BENNET Y FRANKLIN, 1954).

Dos coeficientes de regresión pueden compararse fácilmente mediante una prueba t. Sin embargo, si el número de los coeficientes de regresión que deseamos comparar es superior

a dos, deberemos llevar a cabo un análisis de covarianza.

Sean t grupos y en cada grupo disponemos de n_i parejas de datos. El coeficiente de regresión para cada grupo es:

$$b_i = \frac{\sum_{j=1}^{n_i} (x_{ij} - \bar{x}_{i.}) (y_{ij} - \bar{y}_{i.})}{\sum_{j=1}^{n_i} (x_{ij} - \bar{x}_{i.})^2}$$

También podemos calcular un coeficiente de regresión conjunto dentro de grupos:

$$b_a = \frac{\sum_i \sum_j (x_{ij} - \bar{x}_{i.}) (y_{ij} - \bar{y}_{i.})}{\sum_i \sum_j (x_{ij} - \bar{x}_{i.})^2}$$

Para la comparación que nos interesa podemos descomponer la suma de cuadrados dentro de grupos como sigue:

$$\sum_i \sum_j (y_{ij} - \bar{y}_{i.})^2 = \sum_i \sum_j \{y_{ij} - \bar{y}_{i.} - b_i (x_{ij} - \bar{x}_{i.})\}^2 +$$

$$+ \sum_i \sum_j (b_i - b_a)^2 (x_{ij} - \bar{x}_{i.})^2 + b_a^2 \sum_i \sum_j (x_{ij} - \bar{x}_{i.})^2$$

El primer término es la suma de cuadrados de $\sum n_i = N$ variables normalmente distribuidas de varianza σ^2 y se distribuye como una $\sigma^2 \chi_{N-2t}^2$. Bajo la hipótesis $\beta_1 = \beta_2 = \dots = \beta_t = \beta$, el segundo término es la suma de cuadrados de t variables normalmente distribuidas de varianza σ^2 y se distribuye como una $\sigma^2 \chi_{t-1}^2$. Para probar la hipótesis $\beta_1 = \beta_2 = \dots = \beta_t$ formamos el cociente:

$$\frac{\frac{\sum_i (b_i - b_a)^2 \sum_j (x_{ij} - \bar{x}_{i.})^2}{t - 1}}{\frac{\sum_i \sum_j \{y_{ij} - \bar{y}_{i.} - b_i (x_{ij} - \bar{x}_{i.})\}^2}{N - 2t}}$$

que se distribuye como $F_{t-1, N-2t}$.

Si el cociente no es significativo aceptaremos la hipótesis de la igualdad de las pendientes, y haremos la estima conjunta de las dos sumas de cuadrados con lo que la varianza residual quedará estimada con $N-t-1$ grados de libertad.

RESULTADOS

EXPERIMENTO I

1. Parámetros de las poblaciones silvestres.

a.- Generación 00

Llamaremos generación 00 a la compuesta por los individuos adultos que fueron muestreados de las distintas localidades geográficas. Al llegar al laboratorio se pesaron éstos individualmente sin hacer distinción entre machos y hembras.

En la Tabla 8 se exponen, junto con el número de individuos muestreados, la media (en microgramos), la varianza fenotípica, el coeficiente de variación de las distintas poblaciones y el valor χ^2 de bondad de ajuste a una distribución normal.

Las diferencias entre las varianzas de las distintas poblaciones se pusieron de manifiesto mediante una prueba de Barlett de homogeneidad de varianzas, que dió un valor χ^2_5 de 19,52, significativo al nivel del 1%. La prueba de Burr-Foster resultó igualmente significativa al 1%.

Dado que las varianzas de las distintas poblaciones resultaron ser significativamente diferentes, para establecer las posibles diferencias entre las medias recurrimos a una prueba F-asimilada (SOKAL y ROHLF, 1969). Efectuados los cálculos correspondientes, el valor de F-asim. resultó ser 51,85 significativo al nivel del 0,01%.

En la Figura 4 se exponen los histogramas de frecuencias para las distintas poblaciones, habiéndose agrupado las observaciones en clases, siendo la amplitud del intervalo de 50 microgramos.

Ningún valor de la prueba χ^2 de bondad de ajuste a una distribución normal resultó significativo ($P > 0,05$) aceptándose por tanto la normalidad del carácter en cada una de las poblaciones estudiadas.

TABLA 8

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES ADULTAS AL LLEGAR AL LABORATORIO

Población	Nº de individuos	Media	Varianza fenotípica	Coefficiente de variación	χ^2
SEVILLA	184	1357	62662	18	10,24
NAVALMORAL	236	1365	40008	15	14,68
ANDUJAR	229	1403	37636	13	10,78
CARPIO	229	1138	49778	20	11,09
JEREZ	290	1345	43029	15	12,71
OSUNA	286	1428	52261	16	10,11

NÚMERO DE INDIVIDUOS

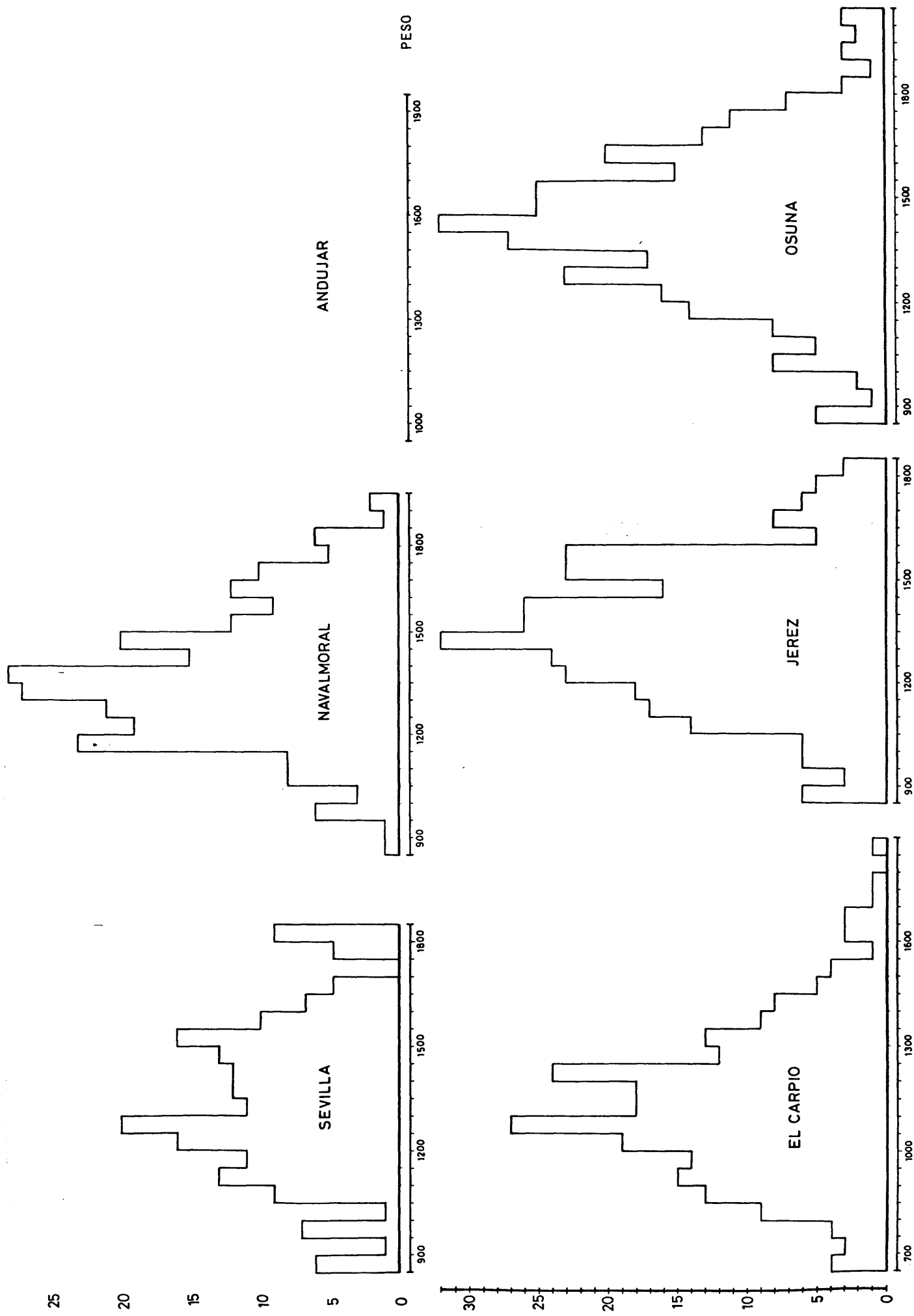


FIGURA 4.- DISTRIBUCIONES DE FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER PESO DE ADULTOS EN POBLACIONES DE

b.- Generación 0

b.1. Peso de pupa

A partir de los individuos de la generación 00 se formaron 100 apareamientos en cuya descendencia se valoró el peso en estado de pupa de tres machos y tres hembras por familia.

En las Tablas 9 y 10 se presentan el número de individuos muestreados, media, varianza fenotípica (calculada como suma de componentes dentro y entre familias), el coeficiente de variación, la heredabilidad (calculada por análisis de varianza) y el valor de χ^2 de bondad de ajuste a una distribución normal, para cada tipo de población y según el sexo. En la Tabla 11 se resume la información de una forma global.

De estos datos cabe destacar:

- 1°.- El peso medio de las hembras es siempre y en todas las poblaciones significativamente superior al peso medio de los machos.
- 2°.- En todos los casos las poblaciones silvestres presentan valores medios muy inferiores a los de las poblaciones de laboratorio.
- 3°.- Las hembras son, aproximadamente, igual de variables que los machos, como se observa al comparar sus varianzas fenotípicas y sus coeficientes de variación.
- 4°.- Las varianzas de las poblaciones de laboratorio son muy superiores a las de las poblaciones silvestres, pero puesto que las medias son también superiores, la variabilidad medida por el coeficiente de variación resulta similar para ambos tipos de poblaciones. No obstante una de las poblaciones, Carpio, con un Coeficiente de variación de 14%, es claramente más variable que el resto.

TABLA 9

PARAMETROS PARA EL CARACTER PESO DE PUPA EN LA GENERACION 0 (MACHOS)

Población	Nº de individuos	Media	Varianza fenotípica	Coficiente de variación	Heredabilidad	χ^2
SEVILLA	266	2313	40369	9	0,57 \pm 0,13	11,14
NAVALMORAL	300	2232	51412	10	0,44 \pm 0,13	16,37
ANDUJAR	300	2124	40111	9	0,44 \pm 0,13	18,72
CARPIO	300	1864	67383	14	0,40 \pm 0,13	21,72
JEREZ	300	1964	32102	9	0,40 \pm 0,13	20,54
OSUNA	300	2194	54722	10	0,43 \pm 0,13	11,81
CONSEJO	300	2679	90350	11	0,27 \pm 0,13	24,20
PURDUE	299	2468	52353	9	0,37 \pm 0,13	22,24

TABLA 10

PARAMETROS PARA EL CARACTER PESO DE PUPA EN LA GENERACION 0 (HEMBRAS).

Población	Nº de individuos	Media	Varianza fenotípica	Coficiente de variación	Heredabilidad	χ^2
SEVILLA	301	2380	40401	8	0,65 ± 0,13	8,91
NAVALMORAL	300	2290	34073	8	0,68 ± 0,13	34,06**
ANDUJAR	300	2194	39087	9	0,60 ± 0,13	22,71
CARPIO	300	2001	70255	13	0,49 ± 0,13	51,75**
JEREZ	300	2082	33272	9	0,48 ± 0,13	9,53
OSUNA	300	2353	52988	10	0,40 ± 0,13	22,80
CONSEJO	281	2780	82680	10	0,50 ± 0,13	22,97
PURDUE	300	2603	64158	10	0,02 ± 0,12	22,98

TABLA 11

PARAMETROS PARA EL CARACTER PESO DE PUPA EN LA GENERACION 0 (PROMEDIOS).

Poblaciones	Nº de individuos	Media	Varianza	Coficiente de variación	Heredabilidad
Silvestres					
Machos	1766	2115	47683	10	0,45 ± 0,05
Hembras	1801	2217	45013	10	0,55 ± 0,05
Promedio		2166	46348	10	0,48 ± 0,04
Laboratorio					
Machos	599	2573	71352	10	0,32 ± 0,09
Hembras	581	2692	73419	10	0,26 ± 0,09
Promedio		2632,5	72385,5	10	0,30 ± 0,06

5°.- En algunas poblaciones, la distribución de este carácter se aleja de la normal, como ocurre claramente para las poblaciones de hembras de Carpio y Navalморal. En la Figura 5 se exponen los histogramas de frecuencias de ambas poblaciones junto con las curvas normales teóricas para las medias y varianzas observadas. Puede apreciarse que la desviación con respecto a la curva normal se debe fundamentalmente a un aumento de las frecuencias de las clases centrales para la población Carpio así como una cierta asimetría negativa para la población Navalморal.

6°.- Puesto que las varianzas fenotípicas de los dos sexos son iguales, podemos hacer una estima conjunta de ambos sexos para la heredabilidad. Así calculadas, en todos los casos, las heredabilidades de las poblaciones naturales, son superiores a las de laboratorio aunque en algunos casos esta superioridad no sea estadísticamente significativa.

b.2. Peso de adulto

En estos mismos individuos se valoró también el peso de adultos a los 17 días después de la emergencia.

Los resultados se presentan en las Tablas 12-14

Para este carácter, encontramos unos resultados similares a los anteriores. Las hembras pesan más que los machos y las medias presentan también valores más bajos en las poblaciones silvestres. La población Carpio es de nuevo la que presenta mayor variabilidad ($CV = 12\%$).

Las heredabilidades son también, para este carácter, superiores en las poblaciones silvestres.

b.3. Puesta de hembras vírgenes

Por último, se evaluó la puesta de hembras vírgenes del 7º al 11º día después de la emergencia para todas las poblaciones.

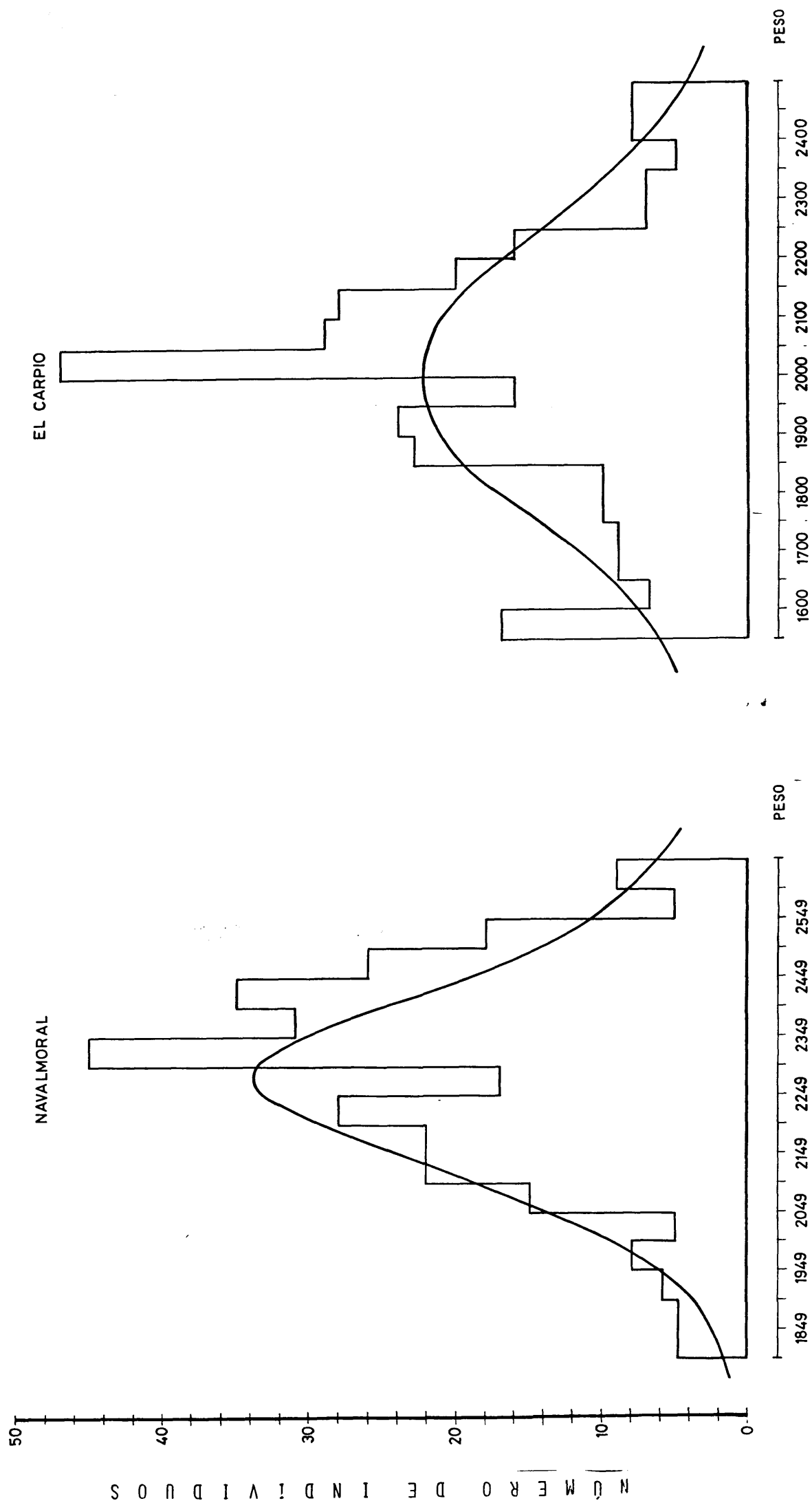


FIGURA 5.- DISTRIBUCIONES DE FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER PESO DE PUPAS EN LAS POBLACIONES
CARPIO Y NAVALMORAL.

TABLA 12

PARAMETROS PARA EL CARACTER PESO DE ADULTOS EN LA GENERACION 0 (MACHOS) .

Población	Nº de individuos	Media	Varianza fenotípica	Coefficiente de variación	Heredabilidad
SEVILLA	244	1880	44795	11	0,48 ± 0,14
NAVALMORAL	281	1885	37644	10	0,51 ± 0,14
ANDUJAR	277	1827	22072	8	0,56 ± 0,14
CARPIO	167	1607	34941	12	0,47 ± 0,20
JEREZ	268	1656	21777	9	0,57 ± 0,14
OSUNA	222	1746	39176	11	0,23 ± 0,17
CONSEJO	244	2149	55582	11	0,14 ± 0,14
PURDUE	231	2056	59007	10	0,25 ± 0,16

TABLA 13

PARAMETROS PARA EL CARACTER PESO DE ADULTOS EN LA GENERACION 0 (HEMBRAS).

Población	Nº de individuos	Media	Varianza fenotípica	Coefficiente de variación	Heredabilidad
SEVILLA	290	1984	35545	9	0,69 ± 0,14
NAVALMORAL	290	1952	27736	8	0,45 ± 0,13
ANDUJAR	278	1875	28748	9	0,64 ± 0,14
CARPIO	288	1711	47952	13	0,36 ± 0,13
JEREZ	284	1773	26943	9	0,47 ± 0,14
OSUNA	264	1911	35737	10	0,49 ± 0,14
CONSEJO	278	2255	55724	10	0,48 ± 0,13
PURDUE	283	2183	41551	9	0,02 ± 0,12

TABLA 14

PARAMETROS PARA EL CARACTER PESO DE ADULTOS EN LA GENERACION 0 (PROMEDIOS).

Poblaciones	Nº de individuos	Media	Varianza	Coeficiente de variación	Heredabilidad
Silvestres					
Machos	1459	1767	33401	10	0,48 ± 0,06
Hembras	1694	1868	33777	10	0,51 ± 0,06
Promedio		1817,5	33589	10	0,50 ± 0,04
Laboratorio					
Machos	475	2103	57295	11	0,19 ± 0,10
Hembras	561	2219	48638	10	0,23 ± 0,09
Promedio		2161	52967	10,5	0,21 ± 0,07

En la Tabla 15 se indican los valores de los parámetros, media, varianza, coeficiente de variación y heredabilidad (estimada por análisis de varianza) para todas las poblaciones y en la Tabla 16 los promedios de las mismas.

Este carácter presenta un coeficiente de variación del orden de seis a siete veces superior a los dos anteriores. Las medias de las poblaciones silvestres son en general (excepto para la población Andújar) sensiblemente inferiores a las de laboratorio.

En cuanto a las heredabilidades, presentan valores muy variables en las poblaciones naturales y en alguna de ellas (Navalmoral y Jerez) son claramente superiores a las adaptadas a condiciones de laboratorio.

En las Figuras 6 y 7 se presentan las distribuciones para este último carácter en todas las poblaciones. Hay que hacer notar que en todos los casos corresponden a distribuciones truncadas en el punto 0, y que la frecuencia de valores en este punto es variable siendo mucho mayor en las poblaciones Osuna y Sevilla.

2. Evolución de los parámetros durante el proceso de adaptación a las condiciones de laboratorio.

a.- Poblaciones mantenidas en pocillos individualizados.

Como ya indicamos las poblaciones se mantuvieron durante tres generaciones más en el laboratorio (sólo dos para la población Navalmoral).

En las Tablas 17-20 se presenta la evolución de la media, varianza, coeficiente de variación y heredabilidad (estimada por análisis de varianza) para el carácter peso de pupa incluyendo la generación 0. En todos los casos los datos correspondientes a machos y a hembras se han tratado conjuntamente.

TABLA 15

PARAMETROS PARA EL CARACTER PUESTA DE HEMBRAS VIRGENES EN LA GENERACION 0.

Población	Nº de individuos	Media	Varianza fenotípica	Coefficiente de variación	Heredabilidad
SEVILLA	593	14,20	117,17	76	0,16 ± 0,07
NAVALMORAL	487	14,50	156,93	86	0,39 ± 0,09
ANDUJAR	568	18,30	135,69	63	0,22 ± 0,07
CARPIO	586	15,87	108,51	65	0,20 ± 0,07
JEREZ	593	15,98	127,64	71	0,51 ± 0,08
OSUNA	550	13,80	103,09	73	0,27 ± 0,07
CONSEJO	544	18,90	164,04	67	0,21 ± 0,07
PURDUE	588	20,80	153,90	60	0,21 ± 0,07

TABLA 16

PARAMETROS PARA EL CARACTER PUESTA DE HEMBRAS VIRGENES EN LA GENERACION 0 (PROMEDIOS)

Poblaciones	Nº de individuos	Media	Varianza fenotípica	Coefficiente de variación	Heredabilidad
Silvestres	3377	15,44	124,84	72	0,26 ± 0,03
Laboratorio	1132	19,85	158,97	64	0,21 ± 0,05

40

30

20

10

0

70

60

50

40

30

20

10

0

NÚMERO DE INDIVIDUOS

JEREZ

OSUNA

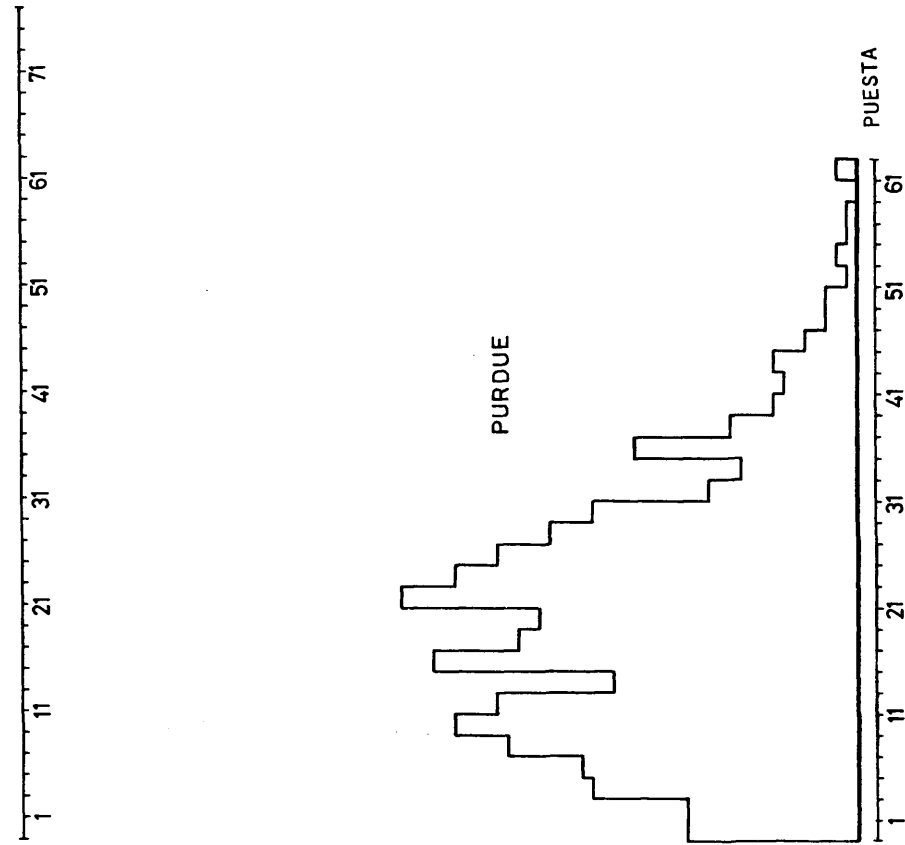
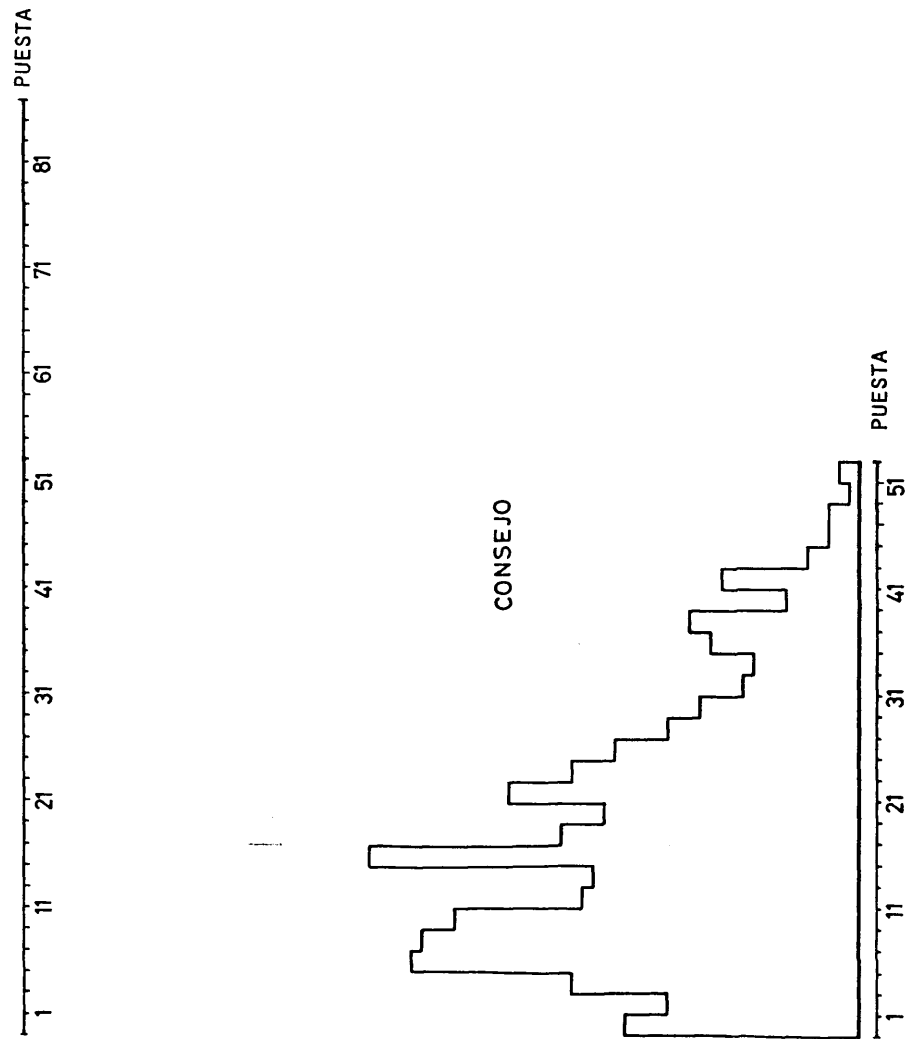


FIGURA 7.- DISTRIBUCIONES DE FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER PU

40

30

20

10

0

NÚMERO DE INDIVIDUOS

- 96 -

JEREZ

OSUNA

PUESTA

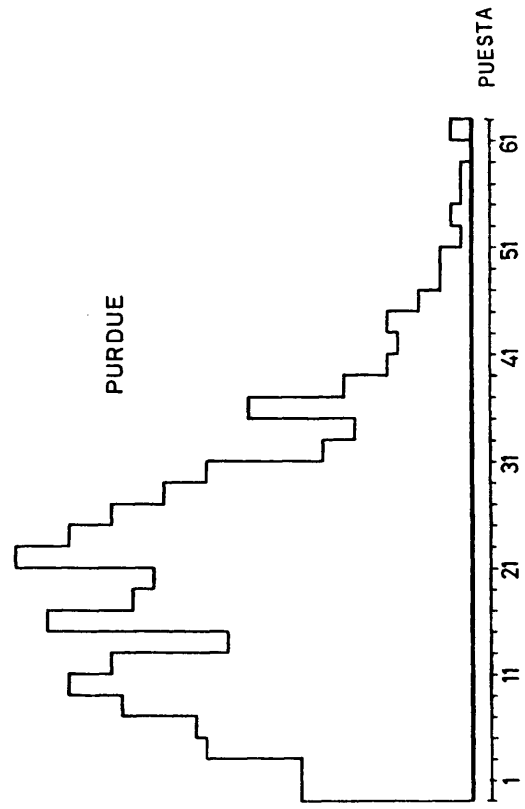
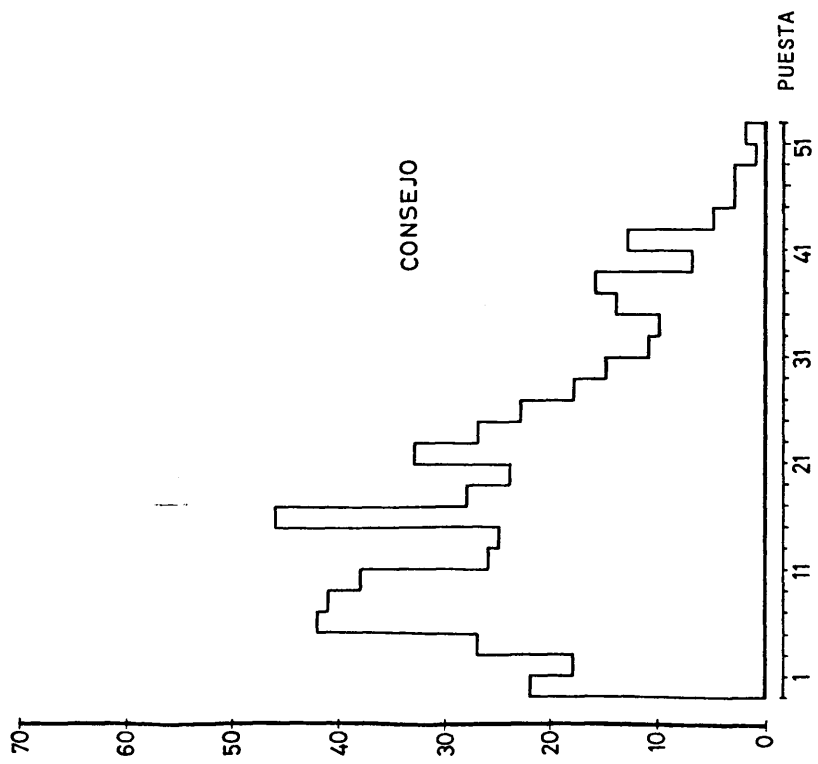
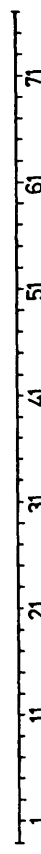


FIGURA 7.- DISTRIBUCIONES DE FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER PU ST

TABLA 17

EVOLUCION DE LOS PARAMETROS DE LAS POBLACIONES DURANTE EL PROCESO DE DOMESTICACION.

A) MEDIAS

Población	Generaciones			
	0	1	2	3
SEVILLA	2346,5	2315,5	2291,0	2294,0
NAVALMORAL	2261,0	2211,5	2206,5	
ANDUJAR	2159,0	2160,5	2159,5	2072,0
CARPIO	1932,5	1977,5	1928,5	1912,0
JEREZ	2023,0	2074,5	1963,0	1967,0
OSUNA	2273,5	2265,0	2244,5	2253,5
PROMEDIO	2165,92	2167,42	2132,17	2099,7

TABLA 18

EVOLUCION DE LOS PARAMETROS DE LAS POBLACIONES DURANTE EL PROCESO DE DOMESTICACION.

B) VARIANZAS

Población	Generaciones			
	0	1	2	3
SEVILLA	40385	82482	54201	69895
NAVALMORAL	42743	71418	78640	
ANDUJAR	39599	44268	44848	60807
CARPIO	68819	60186	64343	68220
JEREZ	32687	40060	60359	62825
OSUNA	53855	54863	67734	73404
PROMEDIO	46347,92	58879,42	61687,42	67029,8

TABLA 19

EVOLUCION DE LOS PARAMETROS DE LAS POBLACIONES DURANTE EL PROCESO DE DOMESTICACION.

C) COEFICIENTES DE VARIACION

Población	0	Generaciones		
		1	2	3
SEVILLA	9	12	10	12
NAVALMORAL	9	12	13	
ANDUJAR	9	10	10	12
CARPIO	14	12	13	14
JEREZ	9	10	13	13
OSUNA	10	10	12	13
PROMEDIO	10	11	11,8	12,8

TABLA 20

EVOLUCION DE LOS PARAMETROS DE LAS POBLACIONES DURANTE EL PROCESO DE DOMESTICACION.

D) HEREDABILIDADES

Población	Generaciones			
	0	1	2	3
SEVILLA	0,61±0,13	0,52±0,09	0,54±0,15	0,54±0,14
NAVALMORAL	0,56±0,13	0,78±0,10	0,74±0,13	
ANDUJAR	0,52±0,13	0,60±0,09	0,88±0,12	0,59±0,14
CARPIO	0,45±0,13	0,85±0,09	0,85±0,13	0,86±0,13
JEREZ	0,44±0,13	0,79±0,09	0,85±0,13	0,69±0,13
OSUNA	0,42±0,13	0,60±0,09	0,41±0,14	0,63±0,13
PROMEDIO	0,50±0,05	0,69±0,04	0,73±0,05	0,67±0,06

En las Figuras 8 y 9 se representa gráficamente la evolución de las medias y de las varianzas respectivamente.

Respecto a las medias del carácter peso de pupa se observa una ligera disminución para todas las poblaciones aunque en ningún caso los coeficientes de regresión son significativos. El promedio sin embargo, sí lo es.

Esta disminución en la media está acompañada por un aumento en la varianza, también en casi todos los casos (excepto en la población Carpio, que era la más variable, en la que permanece más o menos uniforme). Como consecuencia de ambos fenómenos, la variabilidad medida por el coeficiente de variación también aumenta durante el proceso de permanencia en el laboratorio.

Las heredabilidades en conjunto, también aumentan en las primeras generaciones de este proceso de adaptación a condiciones de laboratorio aunque en algún caso no lo haga (población Sevilla).

En la generación tres también se evaluó la puesta del 7° al 11° día para hembras vírgenes. Los parámetros de media, varianza, coeficiente de variación y heredabilidad se presentan en la Tabla 21.

Para este carácter, la media en conjunto ha disminuido ligera aunque no significativamente (excepto para la población Sevilla). Sin embargo, en este caso sí hay una disminución de la magnitud de las varianzas. Las heredabilidades, de nuevo, parecen haberse incrementado durante la permanencia en condiciones de laboratorio.

b.- Poblaciones mantenidas en cajas.

Como ya expusimos anteriormente las poblaciones se mantuvieron también en cajas de dos tipos: con solapamiento de generaciones o sin él.

En estas poblaciones sólo se valoró el peso de los insectos en estado de pupa, en la generación cuarta para las cajas sin solapamiento de generaciones y al cabo del mismo intervalo de tiempo (unos cinco meses) para las cajas en las que no se impedía el solapamiento de generaciones.

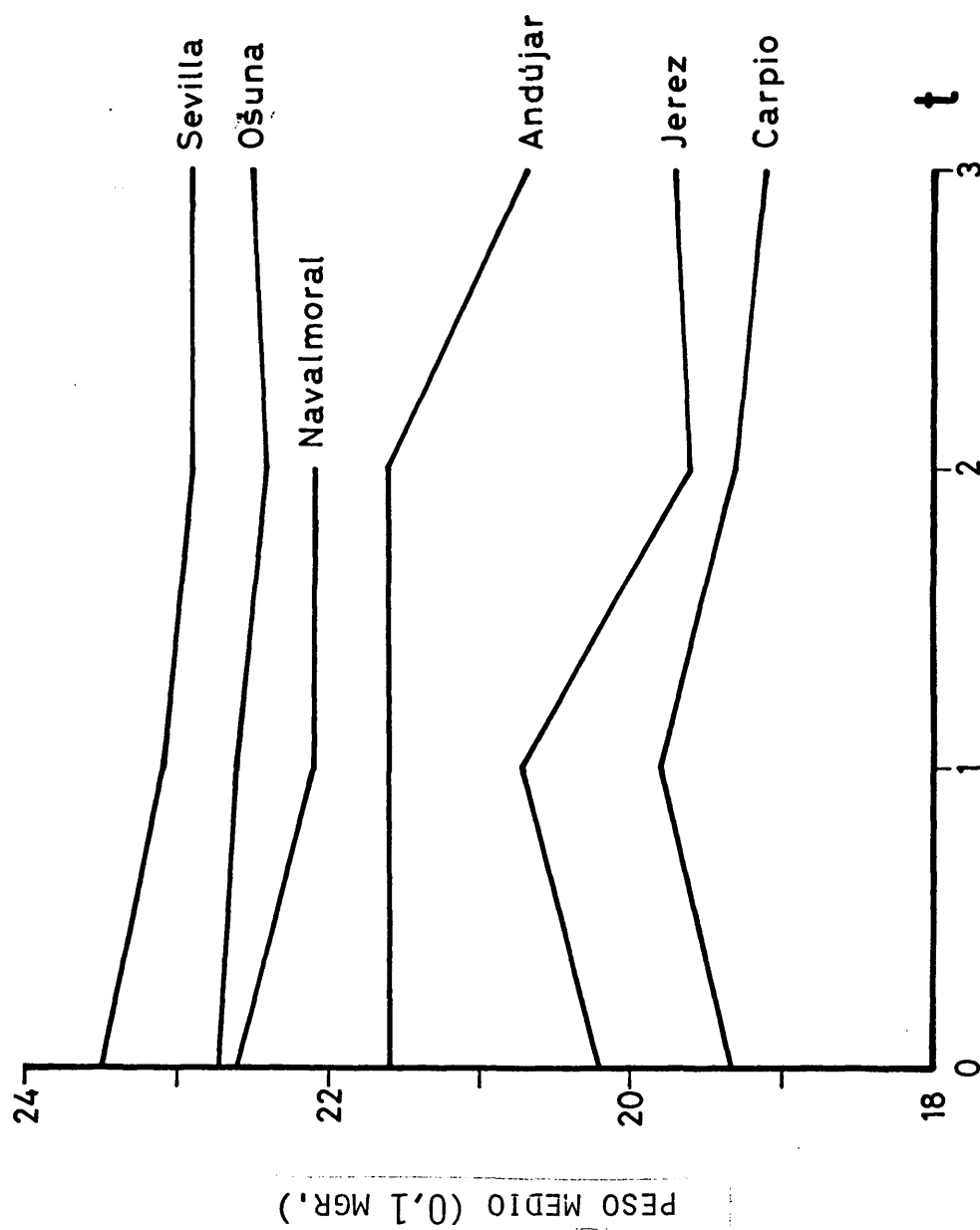


Figura 8.- Evolución de las medias durante el proceso de domesticación.

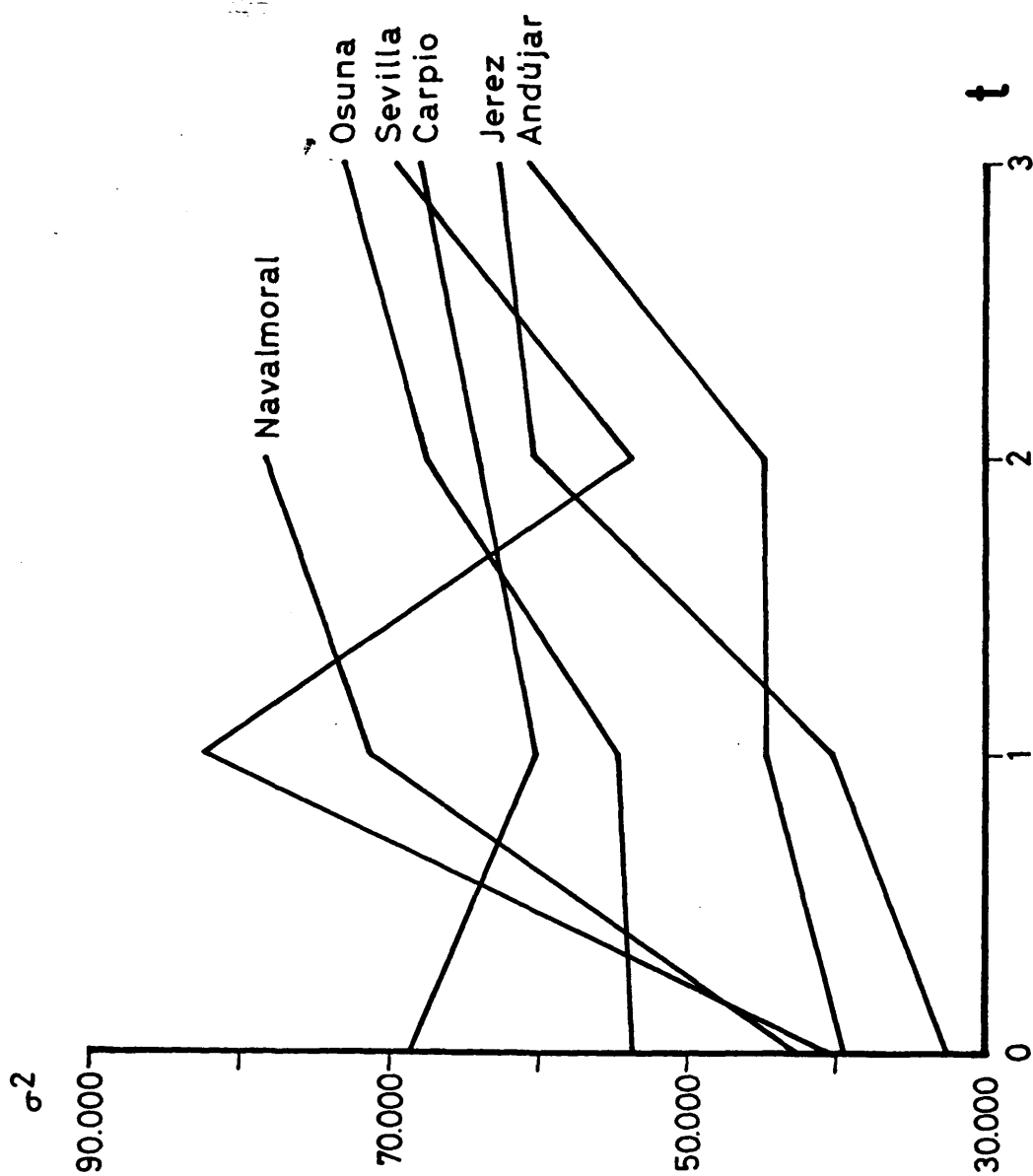


Figura 9.- Evolución de las varianzas durante el proceso de domesticación.

TABLA 21

PARAMETROS PARA EL CARACTER PUESTA DE HEMBRAS VIRGENES: GENERACION 3.

Poblaciones	Nº de individuos	Media	Varianza fenotípica	Coficiente de variación	Heredabilidad
SEVILLA	197	17,97	157,55	70	0,33 ± 0,17
NAVALMORAL	238	11,82	49,76	60	0,45 ± 0,15
ANDUJAR	253	17,21	121,90	64	0,47 ± 0,15
CARPIO	243	13,84	102,80	73	0,72 ± 0,14
JEREZ	239	12,00	63,01	64	0,30 ± 0,15
OSUNA	246	14,05	110,06	43	0,43 ± 0,15
PROMEDIO	1416	14,81	100,85	68	0,46 ± 0,06

En las Tablas 22 y 23 se presentan para machos y para hembras conjuntamente, la media, varianza, coeficiente de variación y número de individuos muestreados, correspondientes a las poblaciones sin solapamiento y con solapamiento de generaciones respectivamente.

Para las poblaciones mantenidas sin solapamiento de generaciones, la media no se ha visto incrementada mientras que la varianza y, como consecuencia de ello, el coeficiente de variación, presentan valores más altos. Es decir, los resultados son similares a los observados en la población mantenida en pocillos individualizados.

En la población mantenida permitiendo el solapamiento de generaciones, la mayor parte de las poblaciones han sufrido un incremento en sus valores medios que en conjunto resulta claramente significativo. Las varianzas, por otra parte, también han aumentado aunque en menor grado que para las poblaciones sin solapamiento de generaciones.

Para el carácter puesta, los resultados para ambos tipos de poblaciones son más erráticos aunque en promedio la puesta media no varía significativamente (Tablas 24 y 25).

La Tabla 26 es un cuadro-resumen de la evolución de la media y la varianza para los dos caracteres en cuestión.

c.- Selección divergente para peso de pupas hembras.

En la generación 1 se establecieron, para cada población, dos líneas seleccionadas para mayor y menor peso de hembras en estado de pupa.

En las Tablas 27-32 se expresa la evolución de las medias, varianzas y coeficientes de variación y en la Figura 10 una representación gráfica de la primera.

En casi todos los casos la selección ha sido efectiva en ambas direcciones alcanzándose al cabo de las cuatro generaciones un incremento promedio de +191,4 décimas de μ gr. en la dirección de alto peso de pupa y de -294,1 en la dirección opuesta.

En la selección para alto peso de pupa el aumento de la media va acompañado de un aumento de la varianza, pero

TABLA 22

PARAMETROS PARA EL CARACTER PESO DE PUPA EN LAS POBLACIONES SIN SOLAPAMIENTO DE GENERACIONES

<u>Población</u>	<u>Nº de individuos</u>	<u>Media</u>	<u>Varianza fenotípica</u>	<u>Coefficiente de variación</u>
SEVILLA	501	2414,5	88611	12
NAVALMORAL	603	2129,0	54768	11
ANDUJAR	604	2237,0	74582	12
CARPIO	606	1932,0	80774	15
JEREZ	606	2036,0	68117	13
OSUNA	562	2281,5	111107	15
PROMEDIO	3482	2171,67	79660	13

TABLA 23

PARAMETROS PARA EL CARACTER PESO DE PUPA EN LAS POBLACIONES CON SOLAPAMIENTO DE GENERACIONES

<u>Población</u>	<u>Nº de individuos</u>	<u>Media</u>	<u>Varianza fenotípica</u>	<u>Coefficiente de variación</u>
SEVILLA	603	2415	73310	11
NAVALMORAL	608	2350	52805	10
ANDUJAR	608	2332	60070	11
CARPIO	609	1928	97363	16
JEREZ	610	2133	54521	11
OSUNA	608	2374	62189	11
PROMEDIO	3646	2255,3	66710	11

TABLA 24

PARAMETROS PARA EL CARACTER PUESTA DE HEMBRAS VIRGENES EN LAS POBLACIONES SIN SOLAPAMIENTO DE GENERACIONES

<u>Población</u>	<u>Nº de individuos</u>	<u>Media</u>	<u>Varianza fenotípica</u>	<u>Coefficiente de variación</u>
SEVILLA	223	19,79	208,85	73
NAVALMORAL	281	12,87	73,19	66
ANDUJAR	266	17,39	93,23	56
CARPIO	258	12,63	98,07	78
JEREZ	226	12,53	93,37	77
OSUNA	225	14,56	110,27	72
PROMEDIO	1479	14,96	112,83	71

TABLA 25

PARAMETROS PARA EL CARACTER PUESTA DE HEMBRAS VIRGENES EN LAS POBLACIONES CON SOLAPAMIENTO DE GENERACIONES

<u>Población</u>	<u>Nº de individuos</u>	<u>Media</u>	<u>Varianza fenotípica</u>	<u>Coefficiente de variación</u>
SEVILLA	262	15,75	161,02	80
NAVALMORAL	264	16,56	135,17	70
ANDUJAR	268	19,23	147,0	63
CARPIO	228	9,99	93,97	97
JEREZ	270	17,11	174,07	77
OSUNA	300	11,35	142,54	105
PROMEDIO	1592	15,00	142,29	80

TABLA 26

RESUMEN DE LA EVOLUCION DE LOS PARAMETROS PESO DE PUPA Y PUESTA DURANTE EL PROCESO DE DOMESTICACION

A) PESO DE PUPA

	MEDIA		VARIANZA	
	Generación 0	Generación 3	Generación 0	Generación 3
<u>Silvestres</u>				
Pocillos	2165,92	2099,70	46347,92	67029,8
Cajas sin solapamiento	2165,92	2171,67	46347,92	79660,0
Cajas con solapamiento	2165,92	2255,30	46347,92	66710,0
<u>Laboratorio</u>		2632,5		72385,5

B) PUESTA

<u>Silvestres</u>				
Pocillos	15,44	14,81	124,84	100,85
Cajas sin solapamiento	15,44	14,96	124,84	112,83
Cajas con solapamiento	15,44	15,00	124,84	142,29
<u>Laboratorio</u>		19,85		158,97

TABLA 27

PARAMETROS DE LAS LINEAS SELECCIONADAS PARA ALTO PESO DE PUPA

A) MEDIAS

Población	Generaciones				
	0	1	2	3	4
SEVILLA	2386	2328	2561	2457	2436
NAVALMORAL	2312	2341	2474	2591	2547
ANDUJAR	2151	2254	2360	2315	2334
CARPIO	1936	1997	2163	2205	2203
JEREZ	2072	2142	2323	2352	2352
OSUNA	2312	2408	2476	2510	2445
PROMEDIO	2194,8	2245,0	2392,8	2405,0	2386,2

TABLA 28

PARAMETROS DE LAS LINEAS SELECCIONADAS PARA ALTO PESO DE PUPA

B) VARIANZA FENOTIPICA

Población	Generaciones				
	0	1	2	3	4
SEVILLA	48841	47374	97068	47261	82031
NAVALMORAL	31684	51991	41769	46875	45487
ANDUJAR	22801	48369	59934	45636	91364
CARPIO	56169	62986	20981	62666	53599
JEREZ	33124	38597	41849	27182	49215
OSUNA	31684	87040	62104	53321	20083
PROMEDIO	37383,8	56059,5	53950,8	47156,8	56963,2

TABLA 29

PARAMETROS DE LAS LINEAS SELECCIONADAS PARA ALTO PESO DE PUPA

C) COEFICIENTE DE VARIACION

Población	Generaciones				
	0	1	2	3	4
SEVILLA	9	9	12	9	12
NAVALMORAL	8	10	8	8	8
ANDUJAR	7	10	10	9	13
CARPIO	12	13	7	11	11
JEREZ	9	9	9	7	7
OSUNA	8	12	10	9	6
PROMEDIO	8,8	10,5	9,3	8,8	9,5

TABLA 30

PARAMETROS DE LAS LINEAS SELECCIONADAS PARA BAJO PESO DE PUPA

A) MEDIAS

Población	Generaciones				
	0	1	2	3	4
SEVILLA	2386	2228	2218	2203	1962
NAVALMORAL	2312	2184	2146	2121	1997
ANDUJAR	2151	1996	1971	1909	1837
CARPIO	1936	1952	2109	1965	1846
JEREZ	2072	1857	1829	1799	1733
OSUNA	2312	2226	2123	2086	2029
PROMEDIO	2194,8	2073,3	2066,0	2013,8	1900,7

TABLA 31

PARAMETROS DE LAS LINEAS SELECCIONADAS PARA BAJO PESO DE PUPA

B) VARIANZA FENOTIPICA

Población	Generaciones				
	0	1	2	3	4
SEVILLA	48841	102277	62712	29713	36089
NAVALMORAL	31684	63360	36960	32417	56483
ANDUJAR	22801	35666	40446	46248	77442
CARPIO	56169	30307	55779	154240	58737
JEREZ	33124	22768	28516	36558	36558
OSUNA	31684	40277	38120	35693	87024
PROMEDIO	37383,8	49109,2	43755,5	55811,5	58722,2

TABLA 32

PARAMETROS DE LAS LINEAS SELECCIONADAS PARA BAJO PESO DE PUPA

C) COEFICIENTE DE VARIACION

Población	Generaciones				
	0	1	2	3	4
SEVILLA	9	14	11	8	10
NAVALMORAL	8	12	9	8	12
ANDUJAR	7	9	10	11	15
CARPIO	12	9	11	20	13
JEREZ	9	8	9	11	11
OSUNA	8	9	9	9	15
PROMEDIO	8,8	10,2	9,8	11,2	12,7

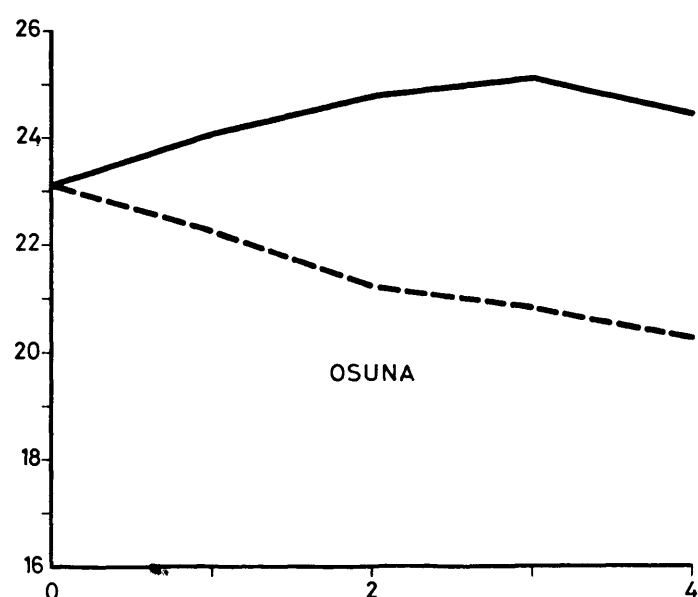
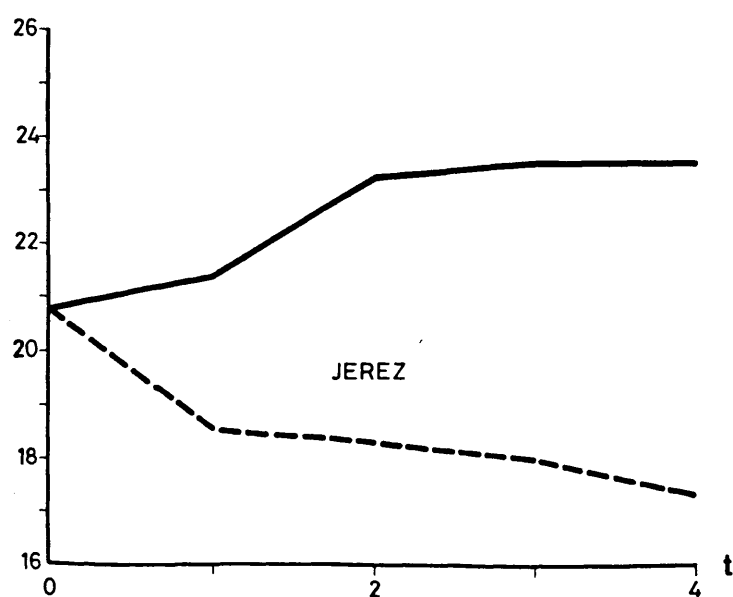
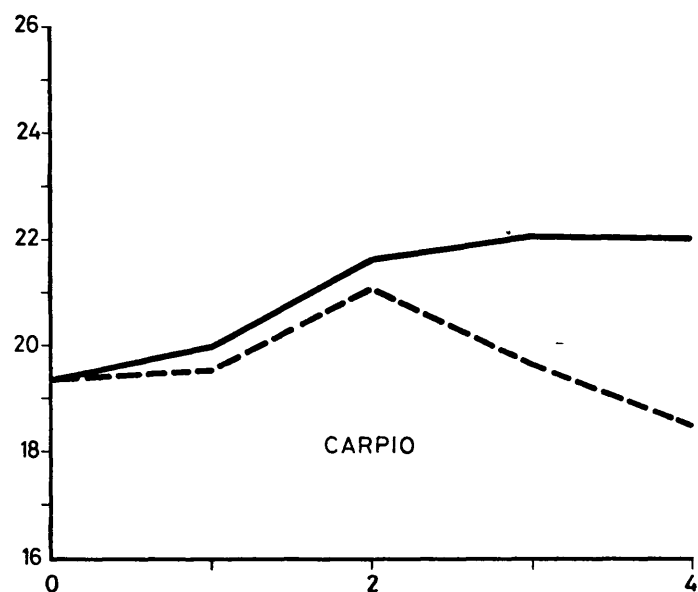
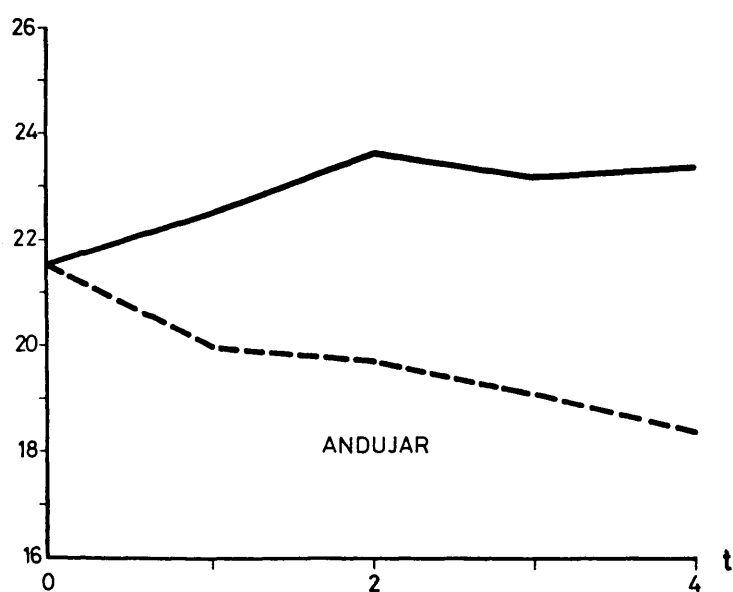
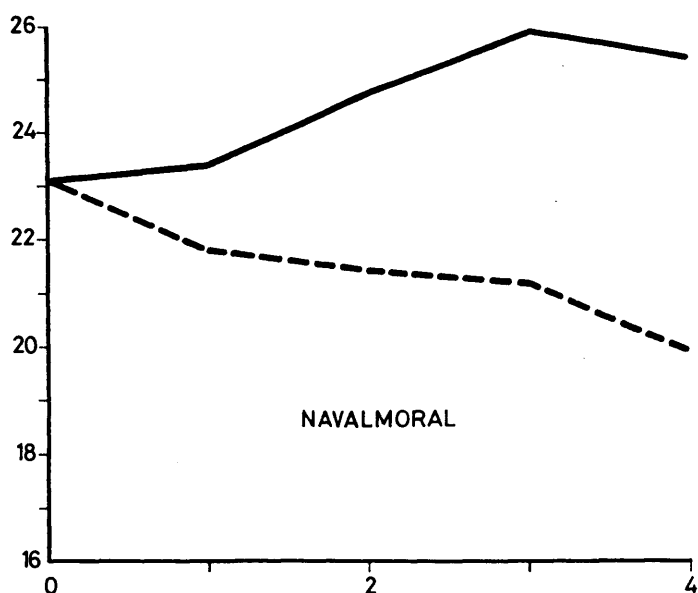
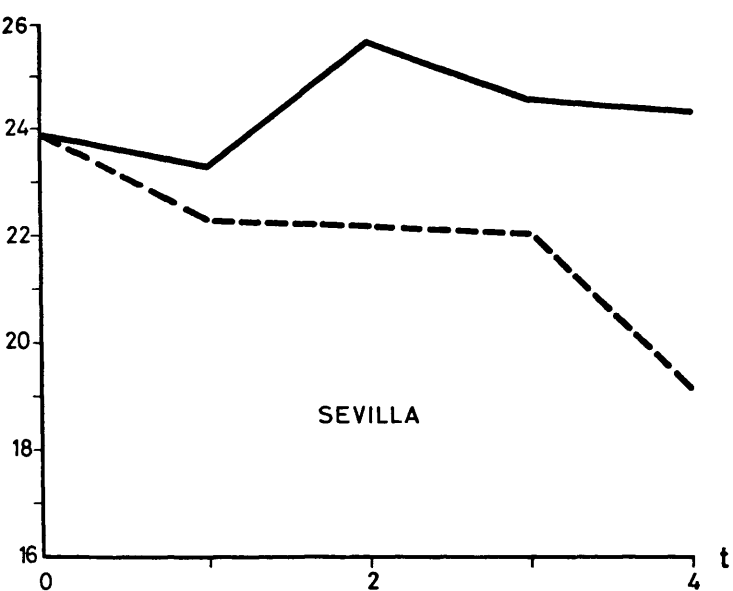


FIGURA 10.- EVOLUCIÓN DE LAS MEDIAS PARA EL CARÁCTER PESO DE PUPA EN UN EXPERIMENTO DE SELECCIÓN DIVERGENTE.

de modo que la variabilidad medida por el coeficiente de variación aumenta en promedio.

Para la selección en dirección opuesta la respuesta es mayor (excepto para la población Carpio) y va acompañada también de un aumento de la varianza fenotípica y por consiguiente del coeficiente de variación.

Las heredabilidades realizadas, calculadas como regresión de la respuesta sobre el diferencial de selección acumulado, se presentan en la Tabla 33 calculada separadamente para cada experimento de selección y también calculada conjuntamente considerando las dos direcciones de la selección. También aquí aparece cierta asimetría de la respuesta. Los valores de las heredabilidades realizadas son en todos los casos bastante inferiores a los calculados por análisis de varianza en las poblaciones base.

TABLA 33

PARAMETROS DE LAS LINEAS SELECCIONADAS

HEREDABILIDADES REALIZADAS

Poblaciones	Selección para alto peso	Selección para bajo peso	Selección divergente
SEVILLA	0,06±0,08	0,24±0,08	0,14±0,06
NAVALMORAL	0,22±0,04	0,23±0,05	0,22±0,01
ANDUJAR	0,13±0,06	0,28±0,05	0,12±0,03
CARPIO	0,21±0,05	0,05±0,07	0,14±0,03
JEREZ	0,33±0,04	0,32±0,07	0,27±0,05
OSUNA	0,10±0,05	0,27±0,03	0,13±0,04
PROMEDIO	0,21±0,02	0,25±0,02	0,21±0,01

EXPERIMENTO II

1. Estima de los parámetros de la población base.

La primera generación evaluada para el carácter puesta de hembras vírgenes del noveno al onceavo día después de la emergencia del adulto, que hemos llamado generación 00, estuvo formada por dos repeticiones en cada una de las cuales se evaluaban 120 hembras de cada una de las poblaciones Consejo y Coronada y de los dos cruzamientos F_1 (C x L y L x C) entre ellas. En la generación siguiente, generación 0, también se evaluaron 120 hembras en cada una de las poblaciones consideradas Consejo, Coronada y ambos cruzamientos F_2 (CL x LC y LC x CL) o Sintética. En la Tabla 34 se presentan los valores promedios de las dos repeticiones de medias, varianzas fenotípicas y coeficientes de variación de las poblaciones Consejo, Coronada, F_1 y F_2 (Sintética). Para las poblaciones Consejo, Coronada se incluyen también las estimas de la heredabilidad por regresión y análisis de varianza utilizando el diseño óptimo (MARTIN DE LA HINOJOSA, 1975).

La media de la población Consejo para este carácter es claramente superior a la de la población Coronada. Los cruzamientos F_1 y F_2 presentan valores medios que no son significativamente diferentes ($P > 0,05$) del promedio parental, por lo que no existe evidencia de heterosis.

La varianza fenotípica de la población Coronada es muy inferior a la de la población Consejo por lo que los valores del coeficiente de variación son similares en ambas poblaciones. Por otra parte las varianzas fenotípicas de los cruzamientos F_1 y F_2 son intermedias entre las dos poblaciones parentales y los coeficientes de variación son similares. En cuanto a la heredabilidad, para todas las estimas, parece ser superior en la población Coronada.

Para el carácter puesta de hembras vírgenes del 7º al 11º día después de la emergencia, la heredabilidad para las poblaciones Consejo, Coronada y Sintética se estimó en un experimento independiente en el que se utilizó el diseño de regresión óptimo de Hill con selección divergente (HILL, 1970).

En la Tabla 35 se presentan los parámetros de media, varianza, coeficiente de variación y heredabilidad, junto con otra estima de la misma, obtenida por análisis de varianza de

TABLA 34

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES BASE: PUESTA DE DOS DIAS

POBLACION	MEDIA±E.T. (\bar{X})	VARIANZA	COEFICIENTE DE VARIACION	HEREDABILIDAD		
				Regresión	Medios Hermanos	Hermanos
CONSEJO	9,73±0,40	74,66	89	0,16±0,04	0,15±0,07	0,32±0,07
CORONADA	6,41±0,24	27,29	81	0,44±0,04	0,26±0,10	0,37±0,08
F ₁	8,58±0,44	44,62	78	-	-	-
F ₂ (SINETICA)	8,24±0,29	40,19	77	-	-	-

TABLA 35

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES BASE: PUESTA DE CUATRO DIAS

POBLACION	MEDIA	VARIANZA	COEFICIENTE DE VARIACION	HEREDABILIDAD POR REGRESION	HEREDABILIDAD POR ANALISIS DE VA- RIANZA
CONSEJO	27,28	184,44	50	0,11±0,07	0,16±0,07
CORONADA	17,43	199,12	81	0,37±0,05	0,48±0,08
SINETICA	27,44	231,92	55	0,26±0,08	0,35±0,09

los datos de familias de hermanos enteros de la primera generación de este experimento.

Los valores de las medias para las tres poblaciones parece sugerir la existencia de heterosis.

Respecto a las varianzas cabe decir que si bien es mayor la de la población Sintética, los coeficientes de variación no indican que pueda hablarse de una mayor variabilidad de la población Sintética.

La heredabilidad, como para el carácter puesta de dos días, es siempre superior en la población Coronada y la de la población Sintética resulta ser intermedia.

Las estimas de la heredabilidad por análisis de varianza son siempre superiores a las de regresión lo que indica la existencia de efectos no aditivos y/o de ambiente común.

La posible existencia de heterosis no quedó confirmada en otro experimento independiente en el que se mantuvieron las poblaciones Consejo y Coronada sin selección durante cinco generaciones en cada una de las cuales se hizo el cruzamiento F_1 entre ambas poblaciones.

En la Tabla 36 se presentan los resultados de este experimento, promediadas las cinco generaciones.

La media, varianza y heredabilidad de la F_1 son intermedias respecto a las poblaciones parentales y no hay diferencia significativa ($P > 0,05$) entre la media de la F_1 y la media de las poblaciones Consejo y Coronada.

2. Evolución de los parámetros durante la selección: generaciones 0-11

La evolución de las medias se presenta en la Tabla 37 para las generaciones 0, 3-4, 5-6 y 10-11 en todas las líneas junto con el promedio para las tres poblaciones. En las Figuras 11-14 se exponen estos resultados gráficamente. Las cifras para la generación 0 y las 3-4 son las correspondientes a puesta de dos días mientras que las demás corresponden al carácter puesta de cuatro días.

TABLA 36

PARAMETROS DE LAS POBLACIONES CONSEJO, CORONADA Y EL CRUZAMIENTO
(F₁) DE AMBAS

POBLACION	MEDIA	VARIANZA	COEFICIENTE DE VARIACION	HEREDABILIDAD
CONSEJO	22,67±0,30	172,34	58	0,31±0,04
CORONADA	18,23±0,23	117,04	59	0,43±0,04
F ₁	17,96±0,18	130,53	64	0,36±0,04

TABLA 37

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

A) MEDIAS

Líneas	Generaciones			
	0	3-4	5-6	10-11
C1	8,38	14,96	27,77	28,33
C2	11,79	18,52	49,99	48,36
C3	9,24	15,52	41,61	54,23
C4	7,79	14,85	48,53	51,17
C5	10,89	15,42	31,81	50,45
C6	10,03	19,50	37,56	61,50
C7	8,76	22,65	38,66	49,17
C8	9,26	13,99	16,32	26,36
Promedio	9,52	16,93	35,91	46,20
L1	4,76	8,97	35,12	44,37
L2	7,54	10,48	19,12	29,73
L3	5,10	9,37	27,31	35,98
L4	6,70	12,98	52,99	49,42
L5	6,70	11,09	27,59	36,12
L6	5,79	11,88	29,51	31,11
L7	7,63	11,10	40,73	49,63
L8	5,64	7,82	23,58	32,61
Promedio	6,23	10,46	31,99	38,62
S1	8,73	11,53	38,27	33,13
S2	8,39	11,92	37,34	40,01
S3	8,36	17,12	38,99	44,21
S4	9,41	26,00	56,41	52,79
S5	7,53	11,98	23,31	29,65
S6	6,29	12,66	30,36	53,30
S7	6,63	12,92	25,89	43,25
S8	8,17	9,48	33,06	44,23
S9	9,03	14,59	31,86	45,12
S10	8,53	13,88	39,32	36,55
S11	7,57	14,40	40,25	39,48
S12	6,17	11,59	35,41	22,16
S13	9,24	11,93	36,02	38,99
S14	10,13	15,32	33,14	51,43
S15	9,15	11,53	31,73	31,00
S16	7,79	14,69	36,08	49,83
Promedio	8,21	13,85	35,47	40,95

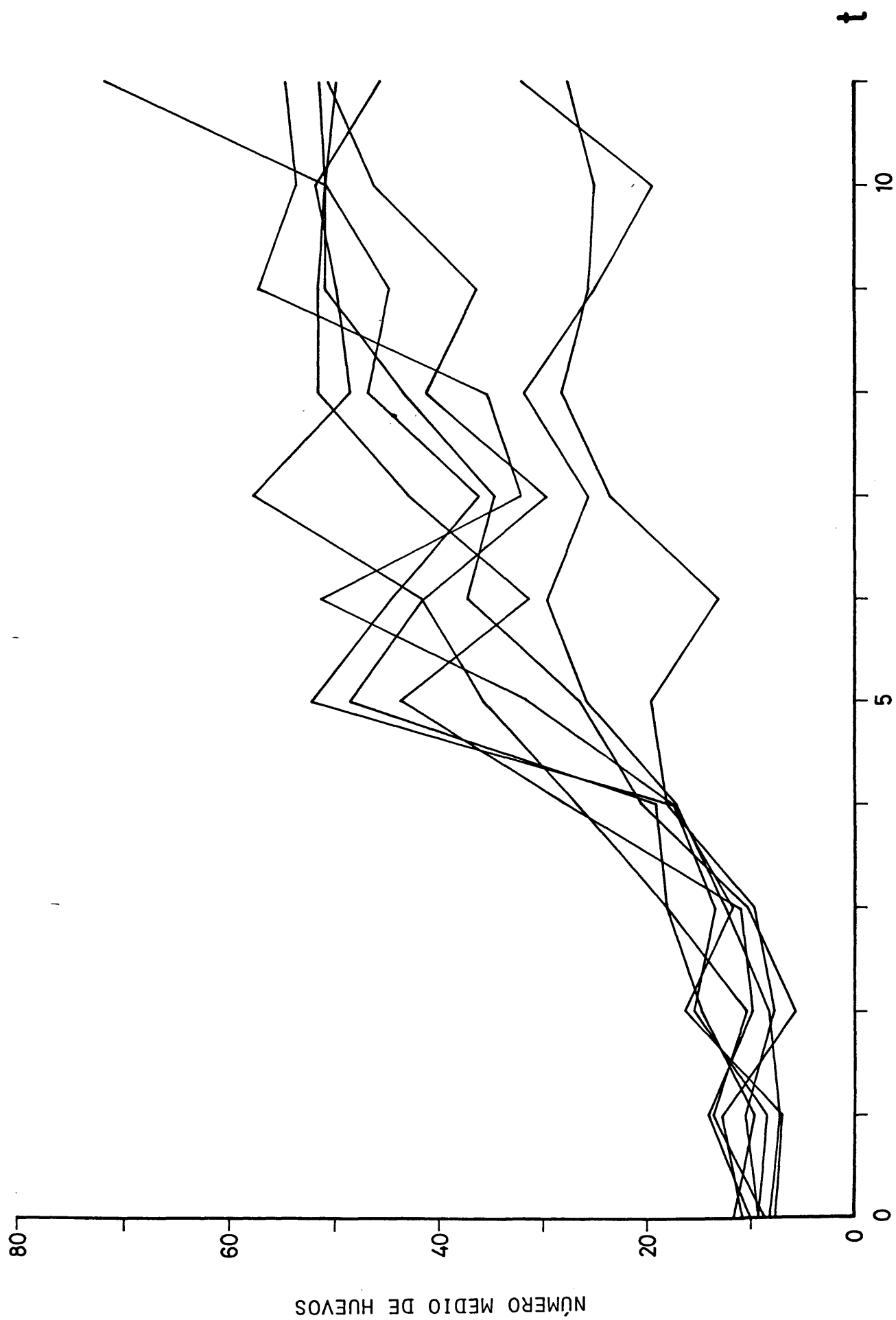


Figura 11.- Respuesta a la selección en las líneas de la población Consejo: 1ª fase.

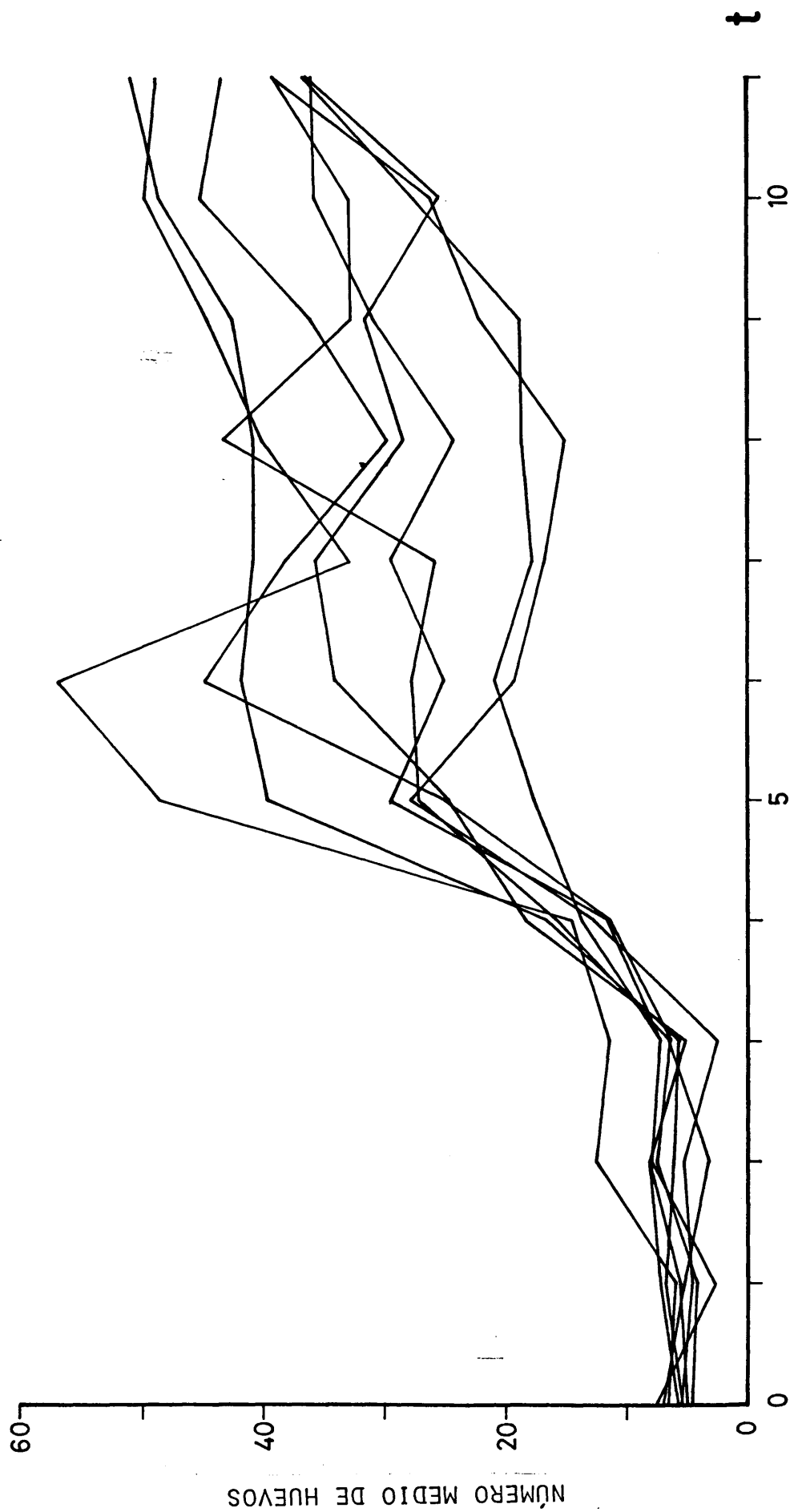


Figura 12.- Respuesta a la selección en las líneas de la población Coronada: 1ª fase.

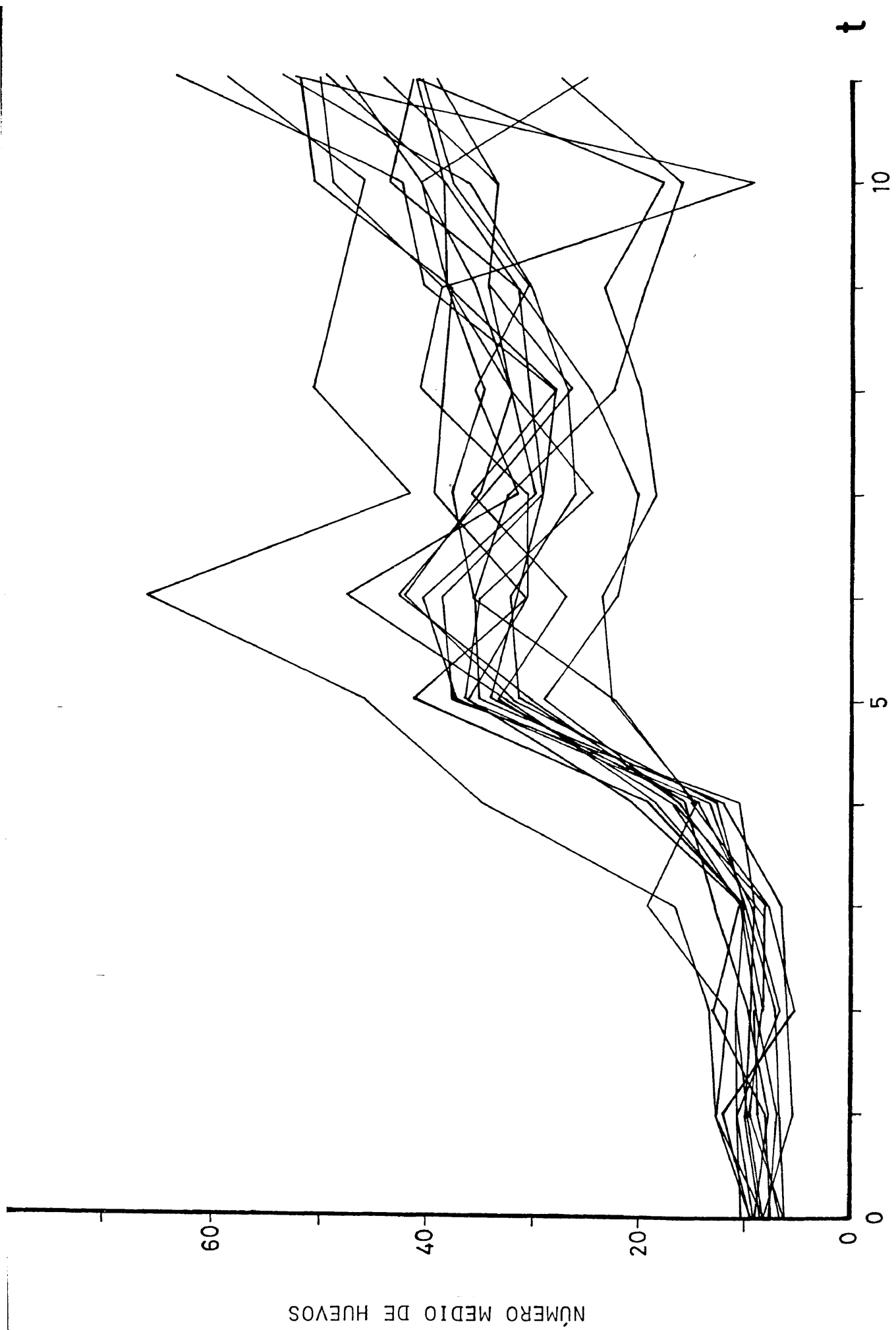


Figura 13.- Respuesta a la selección en las líneas de la población Sintética: 1ª fase.

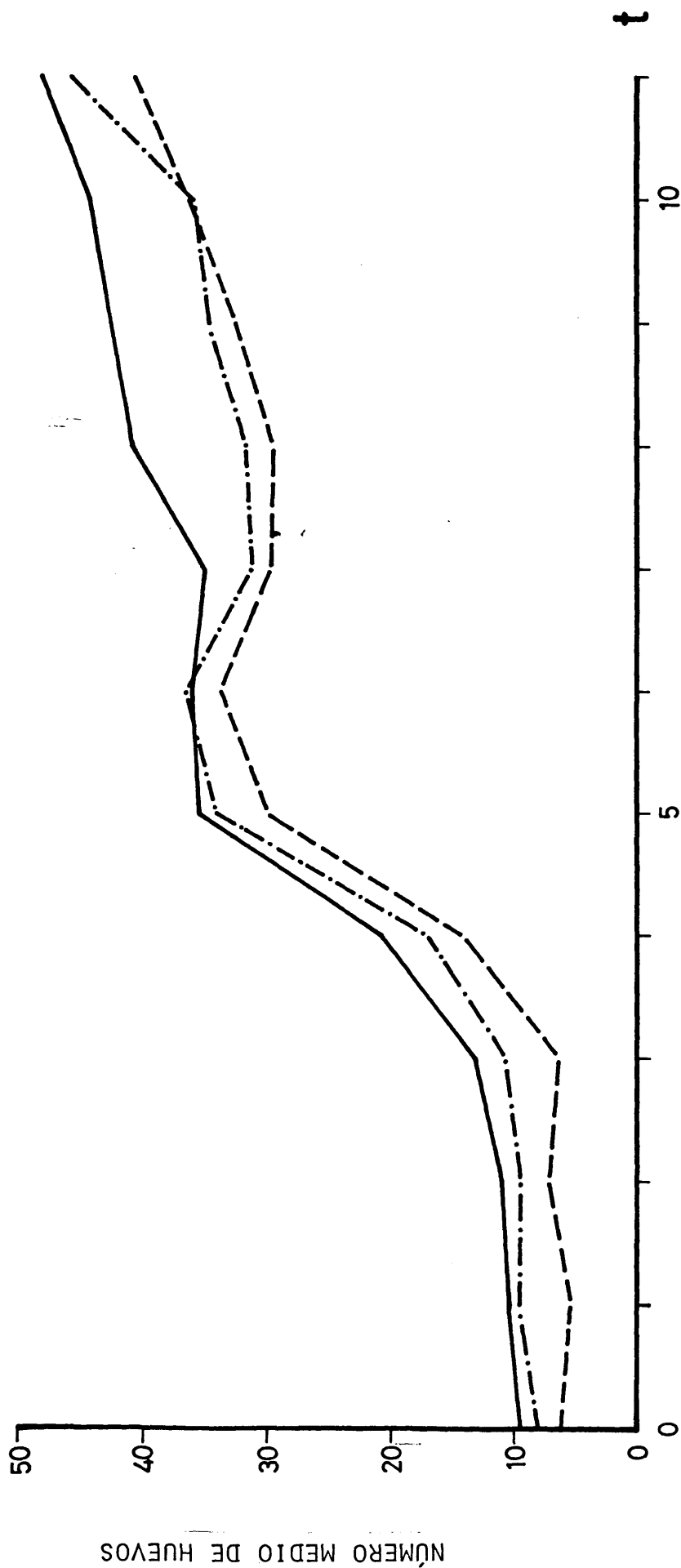


Figura 14.- Respuesta a la selección en las poblaciones Consejo, Coronada y Sintética (Promedios): 1ª fase.

En todas las líneas de selección ha sido efectiva y al final de esta primera fase el valor medio del carácter es del orden de 40-48 huevos.

La diferencia original entre las poblaciones Consejo y Coronada de cerca de siete huevos persiste todavía en la generación 11. La población Sintética se mantiene intermedia entre las dos poblaciones de procedencia por lo menos hasta la generación 6 y de aquí a la generación 11 se acerca a la de producción mas baja (Coronada).

Las respuestas presentan, en general, la clásica forma obtenida en otros experimentos para este carácter en *Tribolium castaneum*: un arranque lento que en la tercera generación se acelera. Por otra parte a partir de la generación 6^a o 7^a la respuesta se reduce, razón por la cual se decidió el cruce de líneas dos a dos en la generación 11.

La Tabla 38 presenta las varianzas fenotípicas y la Tabla 39 los coeficientes de variación. En cada caso se incluyen los datos de las líneas por separado mas una cifra promedio por tipo de población. Además de la generación 0 se consideran los valores medios de tres pares de generaciones 3-4, 5-6, 10-11. (En el Apéndice se presentan los datos por generación).

Aunque para la población Sintética cabría esperar una variabilidad mayor, la que se observa es aproximadamente intermedia entre las que presentan las poblaciones puras. Hay una tendencia no muy definida de crecimiento de las varianzas como consecuencia del aumento de la media; pero sin embargo al observar los coeficientes de variación se comprueba que la variabilidad real disminuye como cabría esperar como consecuencia del proceso selectivo seguido.

En la Tabla 40 se incluyen los valores de las heredabilidades realizadas para diferentes periodos. Puede comprobarse que la respuesta a la selección durante las tres primeras generaciones fue muy pequeña sin que pueda diferenciarse de cero. Es también un hecho claro el que la respuesta en los tres tipos de poblaciones es muy similar a pesar de que las estimaciones de la población base daban un valor para la heredabilidad superior en la población Coronada.

TABLA 38

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

B) VARIANZAS

Líneas	Generaciones			
	0	3-4	5-6	10-11
C1	39,13	78,77	333,02	277,36
C2	102,25	88,98	404,21	226,57
C3	84,90	79,18	408,86	508,57
C4	27,29	79,48	378,08	617,84
C5	84,54	87,01	465,91	456,99
C6	125,75	117,28	429,75	257,28
C7	84,97	130,25	447,16	572,23
C8	62,05	58,06	164,21	167,19
Promedio	76,36	89,88	378,90	385,50
L1	34,47	22,58	311,01	443,34
L2	26,55	45,32	137,74	295,65
L3	18,58	40,33	185,91	242,82
L4	28,49	81,68	318,89	278,68
L5	28,98	45,26	297,26	146,15
L6	16,88	57,65	314,01	163,26
L7	38,01	52,84	549,26	191,68
L8	14,68	45,36	290,50	361,73
Promedio	25,83	48,88	300,57	265,41
S1	41,41	43,02	502,98	471,07
S2	56,69	68,14	259,28	215,46
S3	45,42	116,03	475,63	403,27
S4	57,46	229,65	766,95	387,13
S5	32,53	87,00	307,97	221,94
S6	31,99	64,24	388,77	342,26
S7	19,62	80,50	320,80	298,59
S8	48,36	38,36	296,57	341,01
S9	58,40	53,94	268,41	358,93
S10	41,58	93,90	324,48	252,25
S11	36,18	60,12	269,15	431,38
S12	35,22	50,50	268,55	171,73
S13	55,62	58,34	350,08	430,06
S14	56,81	52,08	331,64	256,97
S15	59,59	58,81	378,20	582,08
S16	53,88	51,32	243,88	379,34
Promedio	45,67	75,43	360,73	319,59

TABLA 39

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

C) COEFICIENTES DE VARIACION

Líneas	Generaciones			
	0	3-4	5-6	10-11
C1	74,60	60,34	64,80	60,24
C2	85,80	50,99	44,85	31,15
C3	99,71	56,44	48,96	40,91
C4	67,09	61,04	39,98	48,13
C5	84,41	62,95	69,02	42,22
C6	117,75	60,81	56,81	27,17
C7	105,25	51,81	53,45	48,86
C8	85,07	53,87	70,22	48,39
Promedio	89,96	57,28	56,01	43,38
L1	123,39	56,37	47,00	46,71
L2	68,38	68,96	61,68	56,91
L3	84,51	70,73	48,91	42,41
L4	79,68	68,90	33,62	33,78
L5	80,34	69,40	62,44	33,34
L6	70,93	73,30	59,30	43,04
L7	80,81	75,33	57,33	27,65
L8	67,90	104,26	68,49	52,73
Promedio	81,99	73,41	54,85	42,07
S1	74,54	59,83	58,08	69,54
S2	89,71	69,26	43,85	35,94
S3	80,64	62,21	55,74	45,87
S4	80,53	63,03	50,00	36,61
S5	75,71	75,07	75,34	54,52
S6	89,98	69,08	60,44	36,29
S7	66,77	72,92	65,81	38,46
S8	85,09	65,48	46,47	41,38
S9	82,15	48,44	51,08	42,84
S10	73,04	70,68	47,68	43,27
S11	79,50	50,42	40,54	56,92
S12	96,15	62,80	46,27	61,13
S13	80,70	64,41	51,48	50,59
S14	74,38	46,22	55,37	30,30
S15	84,38	62,18	62,57	93,64
S16	94,19	53,06	42,30	39,06
Promedio	81,72	62,19	53,32	48,52

TABLA 40

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

D) HEREDABILIDADES REALIZADAS ⁽¹⁾

Lineas	h_3^2	h_5^2
C1	-0,01 ± 0,08	0,28 ± 0,09
C2	0,10 ± 0,14	0,16 ± 0,06
C3	0,24 ± 0,21	0,16 ± 0,07
C4	0,51 ± 0,28	0,22 ± 0,11
C5	-0,19 ± 0,20	0,13 ± 0,14
C6	0,00 ± 0,14	0,22 ± 0,16
C7	0,07 ± 0,18	0,35 ± 0,12
C8	-0,05 ± 0,14	0,19 ± 0,15
Promedio	0,03 ± 0,05	0,20 ± 0,03
L1	0,17 ± 0,19	0,22 ± 0,09
L2	-0,01 ± 0,42	0,21 ± 0,14
L3	0,05 ± 0,22	0,11 ± 0,08
L4	0,33 ± 0,30	0,24 ± 0,09
L5	-0,19 ± 0,02	0,25 ± 0,18
L6	0,10 ± 0,07	0,28 ± 0,22
L7	-0,08 ± 0,05	0,17 ± 0,16
L8	-0,01 ± 0,09	0,18 ± 0,19
Promedio	-0,14 ± 0,02	0,19 ± 0,04
S1	0,04 ± 0,07	0,09 ± 0,06
S2	0,12 ± 0,04	0,12 ± 0,05
S3	0,19 ± 0,20	0,16 ± 0,10
S4	0,14 ± 0,07	0,33 ± 0,11
S5	0,09 ± 0,04	0,14 ± 0,06
S6	0,10 ± 0,16	0,22 ± 0,10
S7	0,16 ± 0,10	0,23 ± 0,09
S8	-0,09 ± 0,07	0,07 ± 0,11
S9	0,03 ± 0,13	0,27 ± 0,10
S10	0,22 ± 0,14	0,20 ± 0,08
S11	0,08 ± 0,08	0,29 ± 0,13
S12	0,05 ± 0,02	0,18 ± 0,05
S13	-0,10 ± 0,18	0,10 ± 0,11
S14	0,04 ± 0,02	0,19 ± 0,15
S15	-0,13 ± 0,27	0,07 ± 0,17
S16	0,04 ± 0,12	0,23 ± 0,11
Promedio	0,06 ± 0,01	0,17 ± 0,02

(1) Calculadas para 3 y 5 generaciones de selección.
 Errores típicos corregidos por efecto de deriva (HILL, 1972).

En la Tabla 41 figura la varianza entre líneas por cada tipo de población y para los mismos periodos de generaciones. En general su magnitud aumenta conforme avanza el proceso selectivo.

En la Tabla 42 se presenta un resumen de los valores promedios de los diferenciales de selección. El observado corresponde, para cada línea, a la diferencia entre la media de los individuos seleccionados en cada generación y la media de toda la población. En el diferencial de selección ponderado el valor de cada individuo seleccionado se pondera por el número de descendientes vivos que deja en la generación siguiente mientras que el esperado corresponde a los valores teóricos esperados en función de i y σ_p en la que i se ha calculado a través de los estadísticos de orden (BECKER, 1967).

En las Tablas 7 al 12 del Apéndice se detallan los valores de los distintos tipos de diferencial de selección por línea y generación.

No existen diferencias significativas entre los distintos tipos de diferencial de selección, en ninguna de las poblaciones. El menor diferencial de selección aplicado corresponde a la población Coronada y el de la población Sintética es intermedio como corresponde a las distintas magnitudes de la varianza.

La diferencia entre los valores observados y ponderados es una medida de la acción de la selección natural. (FALCONER, 1960). Así pues no hay evidencia de asociación entre el carácter evaluado y el valor adaptativo y la mortalidad que aparece en las últimas generaciones se reparte al azar en la población.

Dado que las líneas presentan una estructura de familias de hermanos enteros es posible descomponer, por análisis de varianza, la varianza fenotípica total en componentes entre familias (varianza familiar) y dentro de familias (va-

TABLA 41

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

E) VARIANZA ENTRE LINEAS

<u>Poblaciones</u>	<u>Generaciones</u>			
	<u>0</u>	<u>3-4</u>	<u>5-6</u>	<u>10-11</u>
Consejo	1,76	14,78	137,28	167,90
Coronada	1,16	6,11	134,87	72,60
Sintética	1,32	19,60	70,83	121,95

TABLA 42

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: DIFERENCIALES DE SELECCION

<u>Población</u>	<u>Generaciones 0-4</u>	<u>Generaciones 5-10</u>
CONSEJO		
Observado	12,48 ± 0,32	24,32 ± 0,95
Ponderado	12,30 ± 0,47	23,85 ± 1,15
Esperado	12,05 ± 0,46	24,72 ± 0,94
CORONADA		
Observado	8,60 ± 0,40	18,99 ± 0,78
Ponderado	8,58 ± 0,41	19,10 ± 0,93
Esperado	7,80 ± 0,35	19,86 ± 0,78
SINTETICA		
Observado	10,26 ± 0,33	20,20 ± 0,70
Ponderado	10,25 ± 0,36	20,46 ± 0,72
Esperado	10,01 ± 0,31	21,85 ± 0,69

rianza residual). Estos componentes se presentan, junto con la varianza fenotípica total, en las Tablas 13 al 18 del Apéndice. Debido al escaso número de datos por línea y generación en que está basado el análisis, las tendencias son bastante erráticas.

En las Tablas 43-44 se consignan los coeficientes de consanguinidad por línea y por generación así como los promedios para cada población. Se comprueba que los niveles de consanguinidad alcanzados en las tres poblaciones son similares. Estos valores son inferiores al esperado por el simple proceso de muestreo que es de 0,37, y todavía mas si el coeficiente de consanguinidad teórico lo corregimos con la fórmula de Robertson para el efecto de la selección artificial, en cuyo caso es de 0,42.

Por último en la Tabla 45 se presentan las respuestas a la selección calculadas a base de los coeficientes de regresión de las medias de puesta en generaciones. Estos datos reflejan en la Tabla para las diferentes líneas, habiéndose también incluido regresión de los promedios dentro de cada tipo de población. Para obviar la dificultad planteada por el cambio de carácter en la generación 5, las puestas medias de las cuatro primeras generaciones se han duplicado. Como puede comprobarse las respuestas son muy distintas entre sí dentro de cada población, aunque la magnitud de los errores típicos no permita en muchos casos apreciar dichas diferencias. Si atendemos sólo a las regresiones de los promedios, parece que la sintética en la primera fase responde menos, pero esto vuelve a ser discutible en función de los errores típicos.

TABLA 43

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

COEFICIENTE DE CONSANGUINIDAD

Generaciones	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	Promedio
1	0,04	0,04	0,00	0,04	0,12	0,04	0,08	0,00	0,04
2	0,11	0,02	0,06	0,04	0,05	0,05	0,17	0,12	0,08
3	0,08	0,07	0,05	0,16	0,05	0,12	0,02	0,12	0,08
4	0,12	0,11	0,12	0,14	0,12	0,07	0,22	0,17	0,13
5	0,13	0,18	0,15	0,17	0,10	0,19	0,17	0,18	0,16
6	0,10	0,18	0,20	0,20	0,14	0,14	0,36	0,39	0,21
7	0,16	0,19	0,20	0,26	0,12	0,25	0,32	0,39	0,24
8	0,22	0,16	0,22	0,20	0,16	0,21	0,25	0,24	0,21
9	0,16	0,15	0,18	0,15	0,18	0,12	0,19	0,22	0,17
10	0,25	0,19	0,24	0,15	0,19	0,24	0,15	0,29	0,21
11	0,28	0,26	0,26	0,23	0,23	0,19	0,16	0,27	0,23

Generaciones	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	Promedio
1	0,12	0,00	0,08	0,04	0,04	0,04	0,04	0,00	0,06
2	0,10	0,13	0,07	0,16	0,07	0,07	0,04	0,04	0,09
3	0,07	0,13	0,10	0,08	0,07	0,08	0,12	0,10	0,09
4	0,21	0,13	0,14	0,12	0,10	0,13	0,17	0,15	0,15
5	0,18	0,21	0,12	0,16	0,17	0,11	0,18	0,16	0,17
6	0,13	0,27	0,16	0,24	0,18	0,16	0,15	0,18	0,18
7	0,15	0,21	0,19	0,23	0,19	0,21	0,18	0,12	0,18
8	0,20	0,18	0,14	0,26	0,22	0,29	0,19	0,19	0,21
9	0,25	0,19	0,20	0,29	0,28	0,20	0,25	0,21	0,23
10	0,27	0,15	0,16	0,21	0,31	0,16	0,28	0,23	0,22
11	0,28	0,25	0,23	0,26	0,23	0,19	0,27	0,22	0,24

TABLA 44

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

COEFICIENTES DE CONSANGUINIDAD

Generaciones	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
1	0,00	0,10	0,05	0,04	0,10	0,05	0,04	0,04
2	0,06	0,15	0,19	0,09	0,00	0,07	0,04	0,01
3	0,10	0,11	0,09	0,12	0,13	0,12	0,06	0,04
4	0,10	0,09	0,17	0,14	0,18	0,13	0,06	0,10
5	0,15	0,15	0,15	0,16	0,23	0,15	0,14	0,13
6	0,17	0,25	0,15	0,16	0,24	0,19	0,20	0,20
7	0,20	0,22	0,19	0,17	0,26	0,22	0,23	0,25
8	0,21	0,23	0,19	0,25	0,23	0,21	0,21	0,22
9	0,27	0,25	0,16	0,24	0,21	0,19	0,23	0,18
10	0,20	0,23	0,13	0,22	0,21	0,15	0,22	0,20
11	0,28	0,28	0,18	0,24	0,20	0,18	0,13	0,19

Generaciones	S9	S10	S11	S13	S14	S15	S16	S17	Promedio
1	0,00	0,00	0,01	0,09	0,00	0,00	0,00	0,04	0,03
2	0,07	0,13	0,11	0,10	0,10	0,02	0,16	0,03	0,08
3	0,12	0,04	0,08	0,10	0,02	0,02	0,18	0,03	0,08
4	0,09	0,15	0,17	0,14	0,13	0,13	0,16	0,12	0,13
5	0,15	0,10	0,16	0,17	0,11	0,10	0,22	0,09	0,15
6	0,19	0,17	0,29	0,23	0,14	0,16	0,23	0,16	0,20
7	0,17	0,18	0,20	0,18	0,17	0,13	0,20	0,16	0,20
8	0,20	0,27	0,23	0,19	0,22	0,16	0,21	0,14	0,21
9	0,23	0,30	0,17	0,18	0,26	0,18	0,24	0,19	0,22
10	0,24	0,29	0,22	0,24	0,30	0,24	0,24	0,20	0,22
11	0,28	0,28	0,26	0,30	0,22	0,29	0,22	0,21	0,23

TABLA 45

RESPUESTA A LA SELECCION MEDIDA POR EL COEFICIENTE DE REGRESION DE LAS MEDIAS DE PUESTA EN GENERACIONES

PRIMERA FASE (Gen. 0-11)

Líneas	$b \pm \sigma_b$	Líneas	$b \pm \sigma_b$
C1	1,17 \pm 0,43	S1	1,63 \pm 0,56
C2	2,01 \pm 0,56	S2	2,34 \pm 0,34
C3	3,38 \pm 0,59	S3	1,78 \pm 0,52
C4	3,20 \pm 0,62	S4	2,73 \pm 1,09
C5	3,23 \pm 0,55	S5	1,11 \pm 0,52
C6	3,83 \pm 0,80	S6	3,51 \pm 0,59
C7	2,91 \pm 0,73	S7	2,23 \pm 0,51
C8	0,79 \pm 0,48	S8	2,97 \pm 0,60
Promedio	2,56 \pm 0,32	S9	2,35 \pm 0,52
		S10	1,91 \pm 0,62
L1	3,57 \pm 0,52	S11	2,51 \pm 0,69
L2	1,42 \pm 0,41	S12	0,95 \pm 0,67
L3	2,35 \pm 0,27	S13	2,09 \pm 0,46
L4	3,54 \pm 0,77	S14	2,83 \pm 0,45
L5	2,80 \pm 0,48	S15	1,96 \pm 0,93
L6	2,06 \pm 0,61	S16	3,03 \pm 0,48
L7	3,76 \pm 0,54	Promedio	2,25 \pm 0,39
L8	1,95 \pm 0,58		
Promedio	2,68 \pm 0,37		

3. Variabilidad de la respuesta a la selección.

HILL (1974) estableció un método para predecir "a priori" la variabilidad de la respuesta a la selección, a partir de los parámetros de la población base. La respuesta esperada, incondicional con respecto al diferencial de selección, es igual a $i h^2 \sigma_p$. La varianza de la respuesta tiene dos componentes: la varianza de deriva, que se acumula cada generación, de valor $h^2 \sigma^2 \{1 - (1 - K_p) h^2\} / N$ y la varianza del error, no acumulativa de valor aproximado σ^2 / M .

En nuestro caso $K_p = 0,733$, $M = 30$ y $N = 12$. En la Tabla 46 se presentan las componentes σ_d^2 , σ_e^2 y el cociente entre ambas.

Las magnitudes de ambos tipos de error son similares para la población Coronada mientras que σ_e^2 es más del doble de σ_d^2 para las otras dos poblaciones.

En la Tabla 47 se comparan las varianzas de la respuesta esperada deducida a partir de la tabla anterior y de la observada, durante las cinco primeras generaciones. Cabe destacar que el ajuste es bastante bueno para las poblaciones Sintética y Coronada, pero que la variabilidad de la respuesta en la población Consejo es mucho mayor que la esperada.

HILL (1972) discute la estima de la heredabilidad a partir de los experimentos de selección y hace un análisis fino de los errores involucrados en esta estima. El modelo de Hill tiene varios supuestos: 1º) El experimento debe ser de corta duración, 2º) El coeficiente de consanguinidad debe ser pequeño y 3º) El carácter no debe estar controlado por genes de efecto grande. El 1º y 3º supuestos se cumplen en este caso y respecto al coeficiente de consanguinidad es de

TABLA 46

COMPONENTES DE LA VARIANZA DE LA RESPUESTA A LA SELECCION.

<u>Población</u>	<u>σ_d^2</u>	<u>σ_e^2</u>	<u>σ_d^2/σ_e^2</u>
Consejo	1,23	2,49	0,49
Coronada	0,81	0,91	0,89
Sintética	0,45	1,34	0,34

TABLA 47

VARIABILIDAD DE LA RESPUESTA

	Generaciones				
	0	1	2	3	4
<u>Consejo</u>					
σ_O^2 (observada)	1,76	7,68	15,76	7,57	19,98
σ_e^2 (esperada)	2,49	3,72	4,95	6,18	7,41
σ_O^2/σ_e^2	0,71	2,06	3,18	1,22	2,70
<u>Coronada</u>					
σ_O^2 (observada)	1,16	2,54	2,70	2,33	2,76
σ_e^2 (esperada)	0,91	1,36	1,81	2,26	2,71
σ_O^2/σ_e^2	1,27	1,87	1,49	1,03	1,02
<u>Sintética</u>					
σ_O^2 (observada)	1,15	2,19	2,53	3,32	5,66
σ_e^2 (esperada)	1,34	2,15	2,96	3,77	4,58
σ_O^2/σ_e^2	0,86	1,02	0,85	0,88	1,23

0,16 , 0,17 y 0,15 en la generación cinco para las poblaciones Consejo, Coronada y Sintética respectivamente, cifras que no podemos considerar como excesivamente altas.

En las Tablas 19-20 del Apéndice se presentan las estimas de las heredabilidades realizadas, como regresión de las respuestas acumuladas sobre los diferenciales de selección acumulados, junto con los errores involucrados en la estimación. U(b) se refiere a la varianza, considerándola como un simple coeficiente de regresión y V(b) es la varianza corregida para la componente de la deriva y del error.

Las varianzas de deriva (σ_d^2), del error (σ_e^2) y la correspondiente al ambiente común están calculadas según las fórmulas dadas por HILL (1972) considerando la respuesta condicional respecto al diferencial de selección.

En la Tabla 48 se presenta un resumen de esta información en la que figuran los promedios para todas las líneas en cada población.

La consideración de las correcciones debidas a la varianza de deriva y de error en la estima del error típico de la heredabilidad realizada hace aumentar la magnitud de éste.

En cuanto a los valores de σ_d^2 y σ_e^2 calculados considerando la respuesta a la selección condicionada respecto al diferencial de selección esperado, son algo mayores que los calculados previamente suponiendo la respuesta incondicionada respecto al mismo. Sin embargo lo más notable es la aparición de un nuevo componente, la varianza debida al ambiente común en cada generación, que antes no era posible estimar y cuya magnitud es mucho mayor que las dos anteriores lo que da idea de la importancia de la variación intangible que afecta en conjunto a los individuos de cada generación.

4. Evolución de los parámetros durante la selección: generaciones 12-19.

Ya hemos señalado que en la generación 12 se formaron poblaciones sintéticas procedentes, cada una de ellas, de cru-

TABLA 48

ESTIMACION DE LAS HEREDABILIDADES REALIZADAS Y DE LOS ERRO-
RES INVOLUCRADOS (PROMEDIOS)

	<u>CONSEJO</u>	<u>CORONADA</u>	<u>SINTETICA</u>
h^2	0,21	0,21	0,18
σ_d^2	1,31	0,60	0,87
σ_e^2	2,69	1,28	1,96
σ_c^2	13,58	11,14	7,79
U(b)	0,0115	0,0209	0,0091
V(b)	0,0136	0,0230	0,0109
U(b)/V(b)	0,79	0,86	0,76

ces entre dos líneas de las ocho iniciales de las poblaciones Consejo y Coronada y de las 16 de la población Sintética.

En las Tablas 49-51 se presenta la evolución de las medias, varianzas y coeficientes de variación para las generaciones 12, 14-15 y 18-19.

Como en apartados anteriores, se dan los valores de estos parámetros para cada línea por separado y luego los valores promediados por tipo de población. El complemento de esta información para las medias está en las Figuras 15-18. En el Apéndice se presentan los datos completos.

La respuesta atenuada en las generaciones anteriores al cruzamiento se ha visto incrementada con él y a partir de la generación 14, dicha respuesta se acelera. Posteriormente aparece una nueva atenuación a partir de la generación 17, lo que sugiere un acercamiento a un nuevo "límite", por lo que se volvió al cruzamiento de líneas. Al final de esta fase el incremento fue de 20-30 huevos con respecto al momento del cruzamiento.

Hay que observar que aun habiéndose encontrado muy buenas respuestas a la selección en los tres tipos de población, la Consejo sigue presentando respuestas superiores a la Coronada. Por otra parte en los valores promediados sobre el total, la Sintética se mantiene prácticamente a los niveles de La Coronada habiendo llegado incluso a ir ligeramente por debajo de ella en algunas generaciones.

Respecto a la varianza sigue la tendencia a aumentar con la media y aquí esta tendencia es algo más pronunciada que en el periodo anterior. Sin embargo la evolución del coeficiente de variación de estas líneas nos indica que sigue disminuyendo la variabilidad relativa conforme avanza el proceso selectivo.

Las heredabilidades realizadas, que aparecen en la Tabla 52 para las tres y cinco primeras generaciones después del cruzamiento, indican que la respuesta se acelera después de las dos primeras generaciones de selección.

Las respuestas a la selección, calculadas a base del coeficiente de regresión de las medias de puesta sobre gene-

TABLA 49

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS

A) MEDIAS

Líneas	12	Generaciones	
		14-15	18-19
C1 _A ²	37,00	53,40	60,73
C2 _B ²	33,84	67,13	74,24
C3 _A ²	53,37	65,81	79,78
C4 _B ²	48,59	58,17	70,17
Promedio	43,20	61,13	71,23
L1 _A ²	49,06	55,66	61,87
L2 _B ²	35,67	51,73	54,22
L3 _A ²	33,55	44,10	57,08
L4 _B ²	38,44	52,93	63,80
Promedio	39,18	51,10	53,24
S1 _A ²	38,75	40,07	56,45
S2 _B ²	45,89	68,09	68,71
S3 _A ²	28,83	45,80	73,49
S4 _B ²	38,29	52,55	67,68
S5 _A ²	38,58	43,74	61,38
S6 _B ²	23,00	38,52	44,66
S7 _A ²	43,00	43,96	68,37
S8 _B ²	36,29	51,56	48,98
Promedio	36,58	48,04	61,21

TABLA 50

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS

B) VARIANZAS

Líneas	<u>Generaciones</u>		
	<u>12</u>	<u>14-15</u>	<u>18-19</u>
C1 _A ²	295,61	283,43	338,66
C2 _B ²	411,55	705,13	550,38
C3 _A ²	542,80	610,01	289,34
C4 _B ²	715,36	731,42	572,92
Promedio	492,83	582,50	437,82
L1 _A ²	261,16	278,63	472,61
L2 _B ²	355,74	229,55	423,70
L3 _A ²	234,34	296,16	336,60
L4 _B ²	258,29	435,76	416,90
Promedio	277,38	310,02	412,45
S1 _A ²	289,73	409,30	351,83
S2 _B ²	588,14	304,37	396,25
S3 _A ²	316,55	541,60	895,13
S4 _B ²	393,43	346,69	626,91
S5 _A ²	299,18	448,17	515,47
S6 _B ²	202,96	415,04	486,42
S7 _A ²	338,85	439,83	361,88
S8 _B ²	404,13	430,38	498,55
Promedio	345,12	416,92	516,55

TABLA 51

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS

C) COEFICIENTES DE VARIACION

Líneas	Generaciones		
	12	14-15	18-19
C1 _A ²	46,47	31,67	30,25
C2 _B ²	59,95	39,66	31,85
C3 _A ²	43,89	37,68	25,62
C4 _B ²	55,05	46,62	35,43
Promedio	51,34	38,91	30,79
L1 _A ²	32,94	29,60	35,14
L2 _B ²	52,88	29,21	38,50
L3 _A ²	45,43	39,38	32,38
L4 _B ²	41,81	39,53	31,89
Promedio	43,26	34,43	34,48
S1 _A ²	43,92	51,01	31,49
S2 _B ²	52,85	24,39	28,33
S3 _A ²	61,70	52,26	35,10
S4 _B ²	51,80	35,27	38,13
S5 _A ²	44,83	48,43	36,43
S6 _B ²	61,94	51,97	49,60
S7 _A ²	42,81	48,82	27,57
S8 _B ²	55,39	42,25	46,21
Promedio	51,90	44,30	36,61

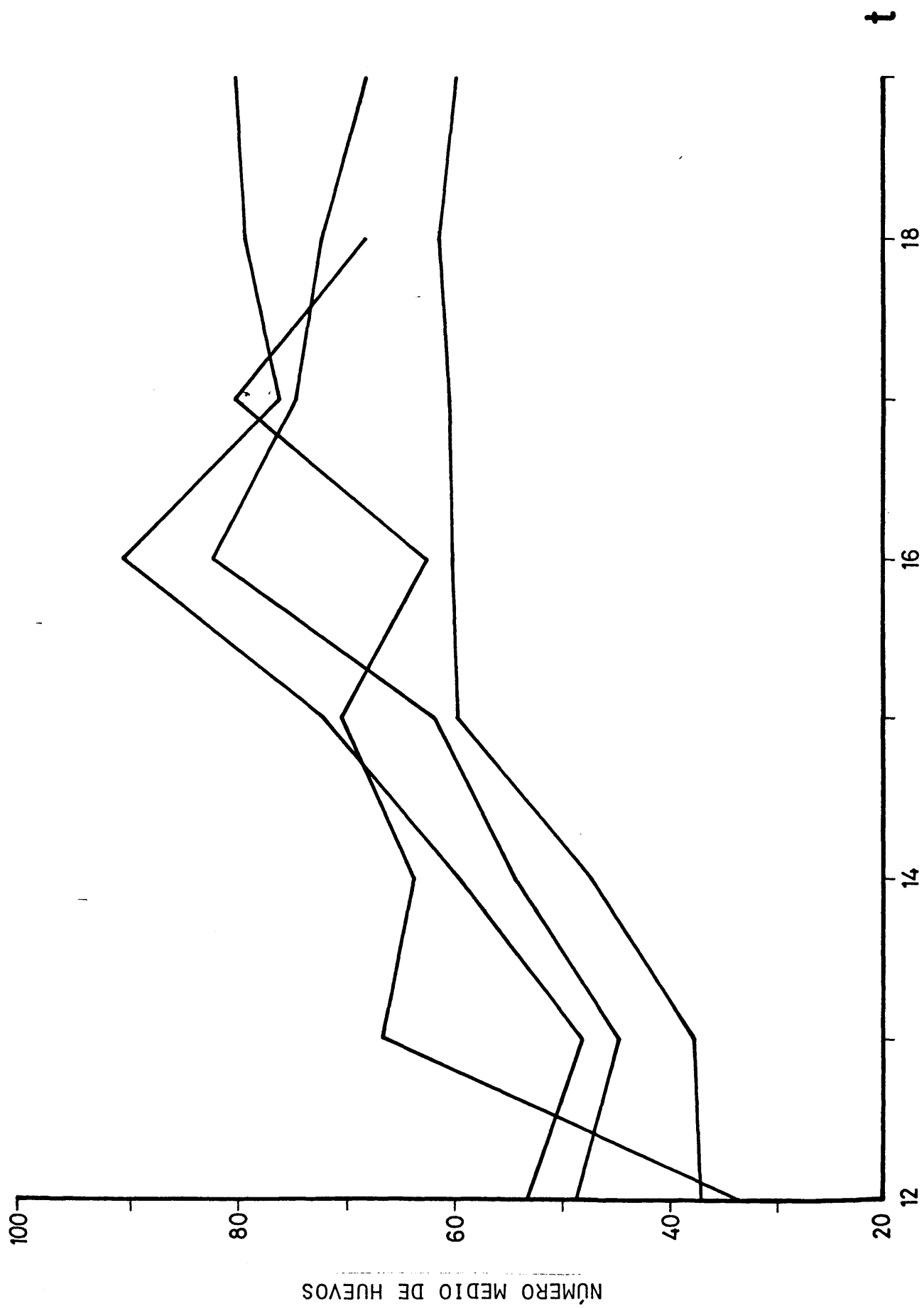


Figura 15.- Respuesta a la selección en las líneas de la población Consejo: 2ª fase.

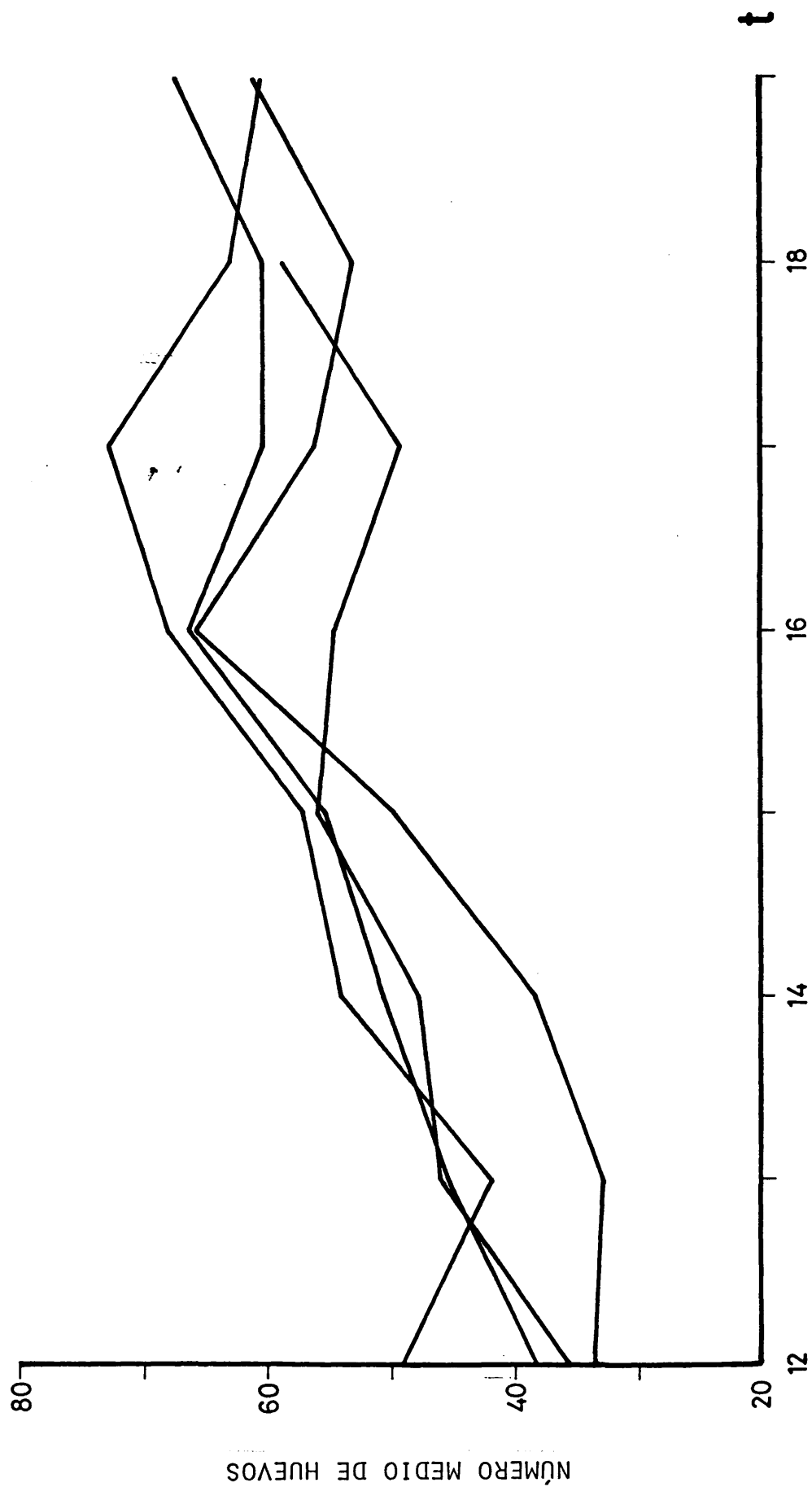


Figura 16.- Respuesta a la selección en las líneas de la población Coronada: 2ª fase.



Figura 17.- Respuesta a la selección en las líneas de la población Sintética: 2ª fase.

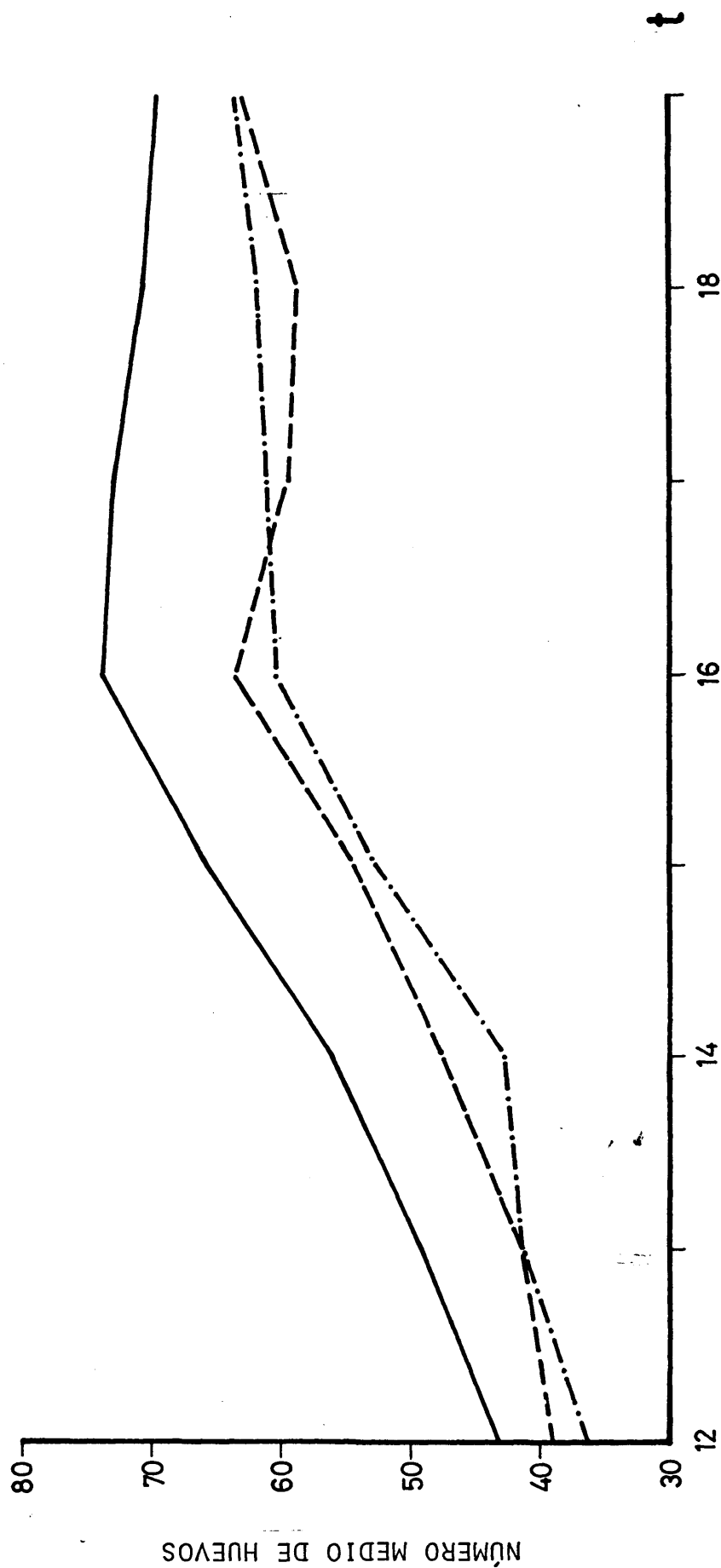


Figura 18.- Respuesta a la selección en las poblaciones Consejo, Coronada y Sintética (Promedios): 2ª fase.

TABLA 52

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS

D) HEREDABILIDADES REALIZADAS

Lineas	h^2_3	h^2_5
$C1^2_A$	$0,25 \pm 0,13$	$0,33 \pm 0,07$
$C2^2_B$	$0,51 \pm 0,36$	$0,21 \pm 0,14$
$C3^2_A$	$0,12 \pm 0,19$	$0,38 \pm 0,10$
$C4^2_B$	$0,08 \pm 0,11$	$0,26 \pm 0,09$
Promedio	$0,16 \pm 0,07$	$0,31 \pm 0,05$
$L1^2_A$	$0,19 \pm 0,31$	$0,30 \pm 0,10$
$L2^2_B$	$0,26 \pm 0,11$	$0,21 \pm 0,06$
$L3^2_A$	$0,11 \pm 0,06$	$0,35 \pm 0,09$
$L4^2_B$	$0,26 \pm 0,06$	$0,28 \pm 0,05$
Promedio	$0,20 \pm 0,04$	$0,27 \pm 0,03$
$S1^2_A$	$-0,42 \pm 0,05$	$0,13 \pm 0,06$
$S2^2_B$	$0,36 \pm 0,13$	$0,26 \pm 0,08$
$S3^2_A$	$0,22 \pm 0,05$	$0,37 \pm 0,06$
$S4^2_B$	$0,30 \pm 0,14$	$0,39 \pm 0,08$
$S5^2_A$	$0,14 \pm 0,01$	$0,25 \pm 0,09$
$S6^2_B$	$0,23 \pm 0,09$	$0,16 \pm 0,08$
$S7^2_A$	$-0,11 \pm 0,03$	$0,19 \pm 0,08$
$S8^2_B$	$0,10 \pm 0,18$	$0,33 \pm 0,08$
Promedio	$0,10 \pm 0,01$	$0,26 \pm 0,03$

raciones, se reflejan en la Tabla 53 para las diferentes líneas, habiéndose también incluido la regresión de los promedios dentro de cada tipo de población.

En las Tablas 27-32 del Apéndice se presentan los diferenciales de selección, observados, ponderados y esperados y en la Tabla 54 los valores promedios de los mismos. Conforme avanza la selección disminuye el diferencial de selección que puede ser aplicado. No existen apenas discrepancias entre los diferenciales de selección observados y ponderados aunque si respecto a los esperados.

En las Tablas 33-38 del Apéndice aparecen los distintos componentes de la varianza fenotípica. De nuevo las varianzas entre familias presentan valores muy erráticos. Respecto a las consecuencias de los dos tipos de estrategia empleados en el cruce no parece que puedan sacarse conclusiones claras. En las Tablas 55 y 56 figuran los promedios para medias y varianzas según las estrategias. Las medias son ligeramente superiores para la estrategia de tipo B así como la variabilidad de las líneas pero en ningún caso son significativas.

Los coeficientes de consanguinidad de esta segunda fase, considerando como población base la generación 12 figuran en las Tablas 57 y 58. El coeficiente de consanguinidad esperado por el proceso de muestreo es de 0,14 y cabe destacar que en la población Coronada el aumento de consanguinidad ha sido claramente superior, aumento quizás responsable de la disminución de la respuesta observada.

5. Evolución de los parámetros durante la selección: generaciones 20-29.

En la generación 19 se volvieron a cruzar las líneas dos a dos dentro de cada tipo de población. Debido a la mortalidad existente en la última generación previa al cruzamiento éste se realizó con el mayor número posible de individuos de cada línea.

TABLA 53

RESPUESTA A LA SELECCION MEDIDA POR EL COEFICIENTE DE REGRESION DE LAS MEDIAS DE PUESTA EN GENERACIONES: CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS

<u>Líneas</u>	<u>$b \pm \sigma_b$</u>	<u>Líneas</u>	<u>$b \pm \sigma_b$</u>
C1 _A ²	3,80 \pm 0,85	S1 _A ²	3,00 \pm 0,55
C2 _B ²	4,99 \pm 1,60	S2 _B ²	3,64 \pm 1,15
C3 _A ²	4,91 \pm 1,42	S3 _A ²	7,27 \pm 0,98
C4 _B ²	4,22 \pm 1,38	S4 _B ²	4,70 \pm 0,70
Promedio	4,48 \pm 1,13	S5 _A ²	4,03 \pm 1,07
L1 _A ²	3,05 \pm 1,15	S6 _B ²	1,89 \pm 1,07
L2 _B ²	4,10 \pm 0,94	S7 _A ²	4,88 \pm 0,83
L3 _A ²	4,29 \pm 1,27	S8 _B ²	1,92 \pm 1,66
L4 _B ²	3,76 \pm 0,69	Promedio	3,91 \pm 0,73
Promedio	3,80 \pm 0,82		

TABLA 54

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS.

DIFERENCIALES DE SELECCION

<u>Población</u>	<u>Generaciones 12-18</u>
CONSEJO	
Observado	24,66 ± 1,37
Ponderado	24,31 ± 1,28
Esperado	30,06 ± 1,43
CORONADA	
Observado	17,84 ± 1,36
Ponderado	17,86 ± 1,76
Esperado	23,12 ± 1,17
SINTETICA	
Observado	22,50 ± 0,74
Ponderado	22,25 ± 0,88
Esperado	27,06 ± 0,95

TABLA 55

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION SEGUN LAS ESTRATEGIAS DE CRUZAMIENTO.

A) MEDIAS

ESTRATEGIA A

	<u>Generaciones</u>		
	<u>12</u>	<u>14-15</u>	<u>18-19</u>
Consejo	45,18	59,60	70,25
Coronada	41,30	49,88	47,47
Sintética	37,29	43,39	64,92
Promedio	41,26	50,96	60,88

ESTRATEGIA B

Consejo	41,21	63,65	72,20
Coronada	37,05	52,33	59,01
Sintética	35,87	52,68	57,51
Promedio	38,04	55,89	62,91

TABLA 56

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION SEGUN LAS
DOS ESTRATEGIAS DE CRUZAMIENTO.

B) VARIANZAS

ESTRATEGIA A

	<u>Generaciones</u>		
	<u>12</u>	<u>14-15</u>	<u>18-19</u>
Consejo	422,20	446,72	314,00
Coronada	247,75	287,39	404,60
Sintética	311,08	459,72	531,08
Promedio	327,01	397,94	416,56

ESTRATEGIA B

Consejo	563,45	718,27	561,65
Coronada	307,01	332,65	420,30
Sintética	397,16	374,12	502,03
Promedio	422,54	475,01	494,66

TABLA 57

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS
DE DOS VIAS

COEFICIENTES DE CONSANGUINIDAD

<u>Generaciones</u>	<u>$C1_A^2$</u>	<u>$C2_B^2$</u>	<u>$C3_A^2$</u>	<u>$C4_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
14	0,03	0,02	0,11	0,02	0,05
15	0,06	0,04	0,02	0,03	0,04
16	0,07	0,07	0,04	0,03	0,05
17	0,10	0,05	0,07	0,06	0,07
18	0,12	0,14	0,09	0,13	0,12
19	0,20		0,12	0,08	0,13

<u>Generaciones</u>	<u>$L1_A^2$</u>	<u>$L2_B^2$</u>	<u>$L3_A^2$</u>	<u>$L4_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
13	0,02	0,00	0,00	0,00	0,01
14	0,05	0,02	0,07	0,01	0,04
15	0,05	0,06	0,08	0,05	0,06
16	0,12	0,07	0,10	0,08	0,09
17	0,10	0,11	0,13	0,05	0,10
18	0,13	0,18	0,13	0,13	0,14
19	0,28		0,15	0,13	0,19

TABLA 58

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS
DE DOS VIAS

COEFICIENTES DE CONSANGUINIDAD

<u>Generaciones</u>	<u>$S1_A^2$</u>	<u>$S2_B^2$</u>	<u>$S3_A^2$</u>	<u>$S4_B^2$</u>
13	0,06	0,00	0,00	0,00
14	0,02	0,04	0,08	0,07
15	0,04	0,07	0,04	0,07
16	0,06	0,05	0,08	0,08
17	0,10	0,05	0,24	0,09
18	0,10	0,12	0,09	0,12
19	0,12		0,13	0,17

<u>Generaciones</u>	<u>$S5_A^2$</u>	<u>$S6_B^2$</u>	<u>$S7_A^2$</u>	<u>$S8_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
13	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01
14	0,06	0,00	0,13	0,02	0,06
15	0,02	0,04	0,02	0,05	0,05
16	0,11	0,12	0,10	0,10	0,08
17	0,16	0,05	0,09	0,09	0,12
18	0,14	0,10	0,17	0,13	0,12
19	0,16		0,17	0,11	0,14

Las medias, varianzas y coeficientes de variación para cada línea y población durante estas generaciones se dan en las Tablas 39 a 41 del Apéndice. Un resumen de las mismas se dan en las Tablas 59-61 para las generaciones 20, 24-25 y 28-29 junto con los promedios para cada tipo de población. En las Figuras 19-22 se presenta la evolución de las medias.

Para todas las líneas y poblaciones la respuesta a la selección posterior al cruzamiento ha sido efectiva superándose en todos los casos los límites de la fase anterior en 20-40 huevos. Las respuestas de las poblaciones Coronada y Sintética han sido mayores y más continuadas que las de la población Consejo de modo que las diferencias iniciales de las medias de las poblaciones Sintética y Coronada respecto a la Consejo de 16,02 y 11,9 huevos respectivamente se han ido atenuando conforme avanza el proceso selectivo y en la generación 29 no existen diferencias significativas entre ellas.

Las varianzas, en general, han aumentado aunque de una forma bastante errática. La variabilidad medida por el coeficiente de variación disminuye claramente en la población Sintética y más ligeramente en las poblaciones Consejo y Coronada.

Las heredabilidades realizadas, para las tres y cinco primeras generaciones después del cruzamiento se presentan en la Tabla 62. No se observa ningún retraso en la respuesta, como en las fases anteriores y para las poblaciones Sintética y Coronada presentan valores claramente superiores a los de la población Consejo.

Las respuestas a la selección, medidas por el coeficiente de regresión de las medias de puesta en generaciones se dan en la Tabla 63 por línea y generación junto con la regresión de los promedios dentro de cada tipo de población. También aquí se confirma que la respuesta menor ha sido para la población Consejo.

En las Tablas 42-44 del Apéndice se presentan, por línea y generación, los tres tipos de diferenciales de selección: observados, ponderados y esperados. La Tabla 64 es un resumen de estos datos.

Para las tres poblaciones existe buena concordancia entre el diferencial de selección observado y ponderado, pero sin

TABLA 59

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS

A) MEDIAS

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	<u>20</u>	<u>24-25</u>	<u>28-29</u>
C1 ⁴	74,61	83,97	87,34
C2 ⁴	74,95	79,42	98,59
Promedio	74,78	81,70	92,97
L1 ⁴	66,90	75,37	89,79
L2 ⁴	65,54	74,27	85,67
Promedio	66,22	74,82	87,73
S1 ⁴	58,63	71,80	86,08
S2 ⁴	72,19	83,56	87,51
S3 ⁴	66,63	74,82	93,24
S4 ⁴	44,91	65,62	84,08
Promedio	60,59	73,95	87,73

TABLA 60

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS

B) VARIANZAS

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	<u>20</u>	<u>24-25</u>	<u>28-29</u>
C1 ⁴	573,62	440,72	775,57
C2 ⁴	687,08	668,14	884,84
Promedio	630,35	554,43	830,21
L1 ⁴	345,58	395,47	275,46
L2 ²	449,94	370,99	1020,40
Promedio	397,76	383,23	647,93
S1 ⁴	885,43	625,33	819,88
S2 ⁴	643,67	427,07	611,08
S3 ⁴	507,32	542,33	542,43
S4 ⁴	492,05	581,91	669,57
Promedio	632,12	544,16	660,74

TABLA 61

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS

C) COEFICIENTES DE VARIACION

<u>Líneas</u>	<u>Generaciones</u>		
	<u>20</u>	<u>24-25</u>	<u>28-29</u>
C1 ⁴	32,10	25,10	31,97
C2 ⁴	34,97	32,53	29,97
Promedio	33,54	28,82	30,97
L1 ⁴	27,79	26,54	18,34
L2 ⁴	32,36	26,50	37,25
Promedio	30,08	26,52	27,80
S1 ⁴	50,75	35,18	33,42
S2 ⁴	35,14	24,79	28,42
S3 ⁴	33,80	31,36	25,85
S4 ⁴	49,39	36,45	30,89
Promedio	42,27	31,95	29,65

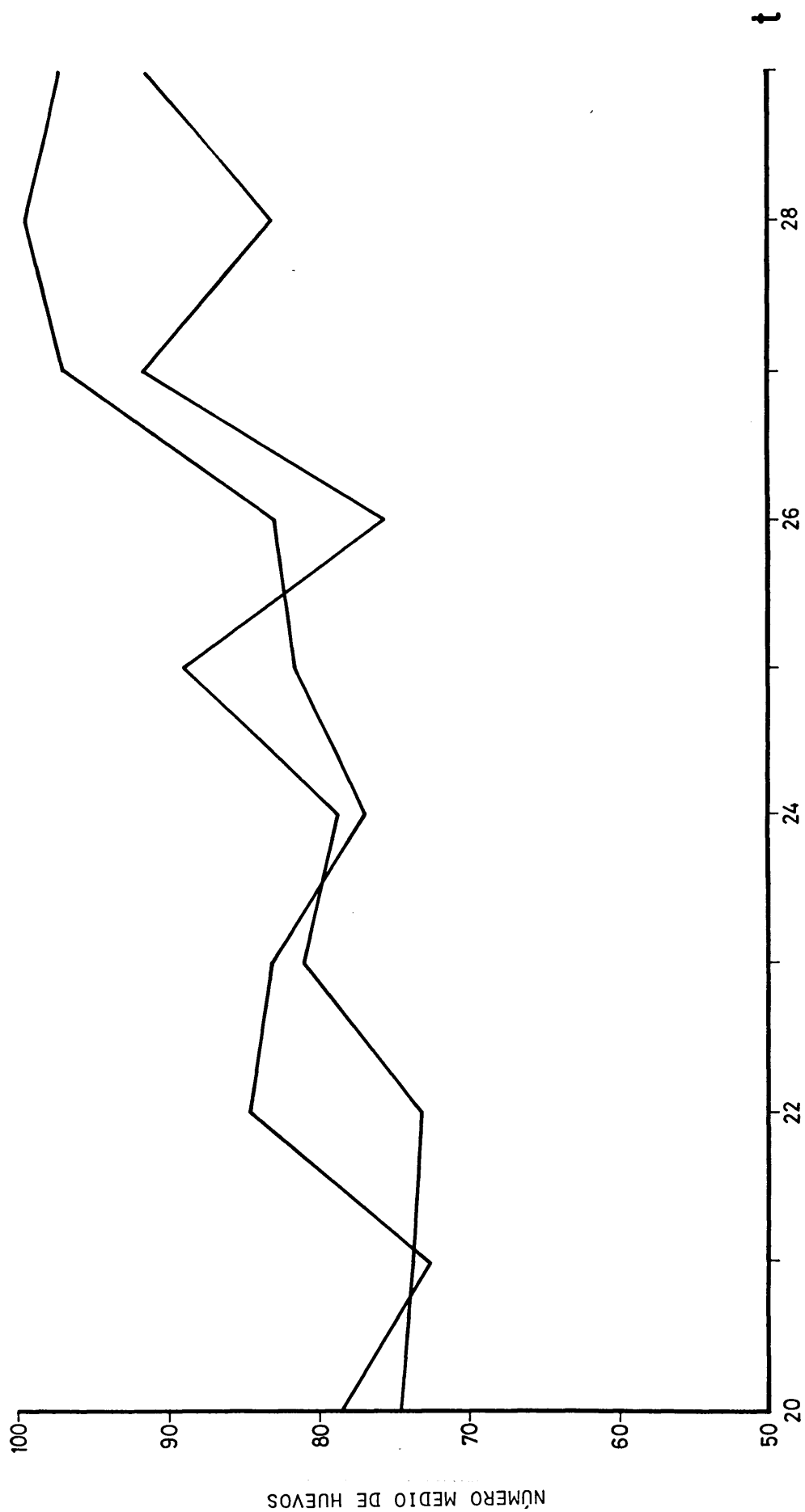


Figura 19.- Respuesta a la selección en las líneas de la población Consejo: 3ª fase.

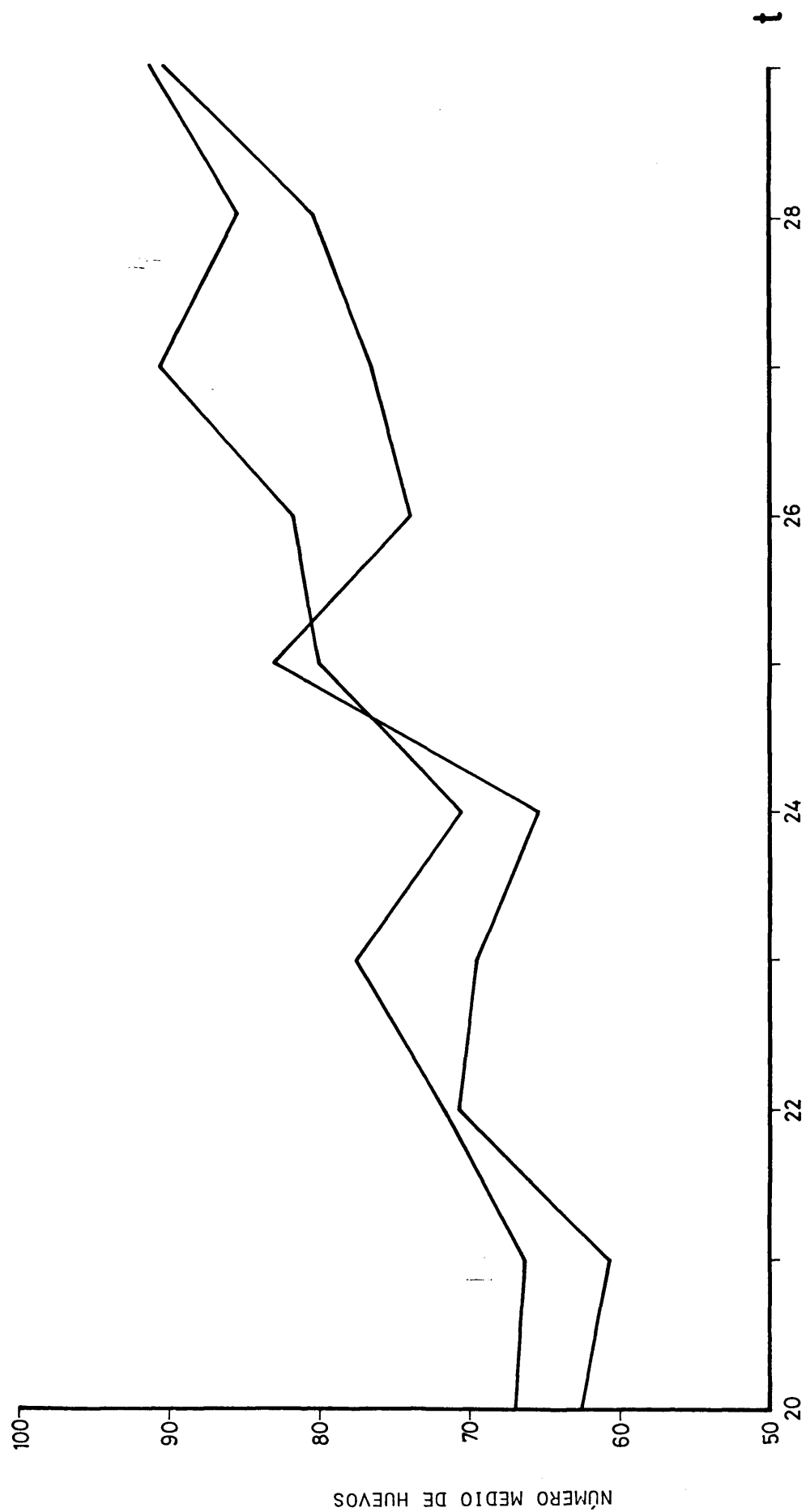


Figura 20.- Respuesta a la selección en las líneas de la población Coronada: 3ª fase.

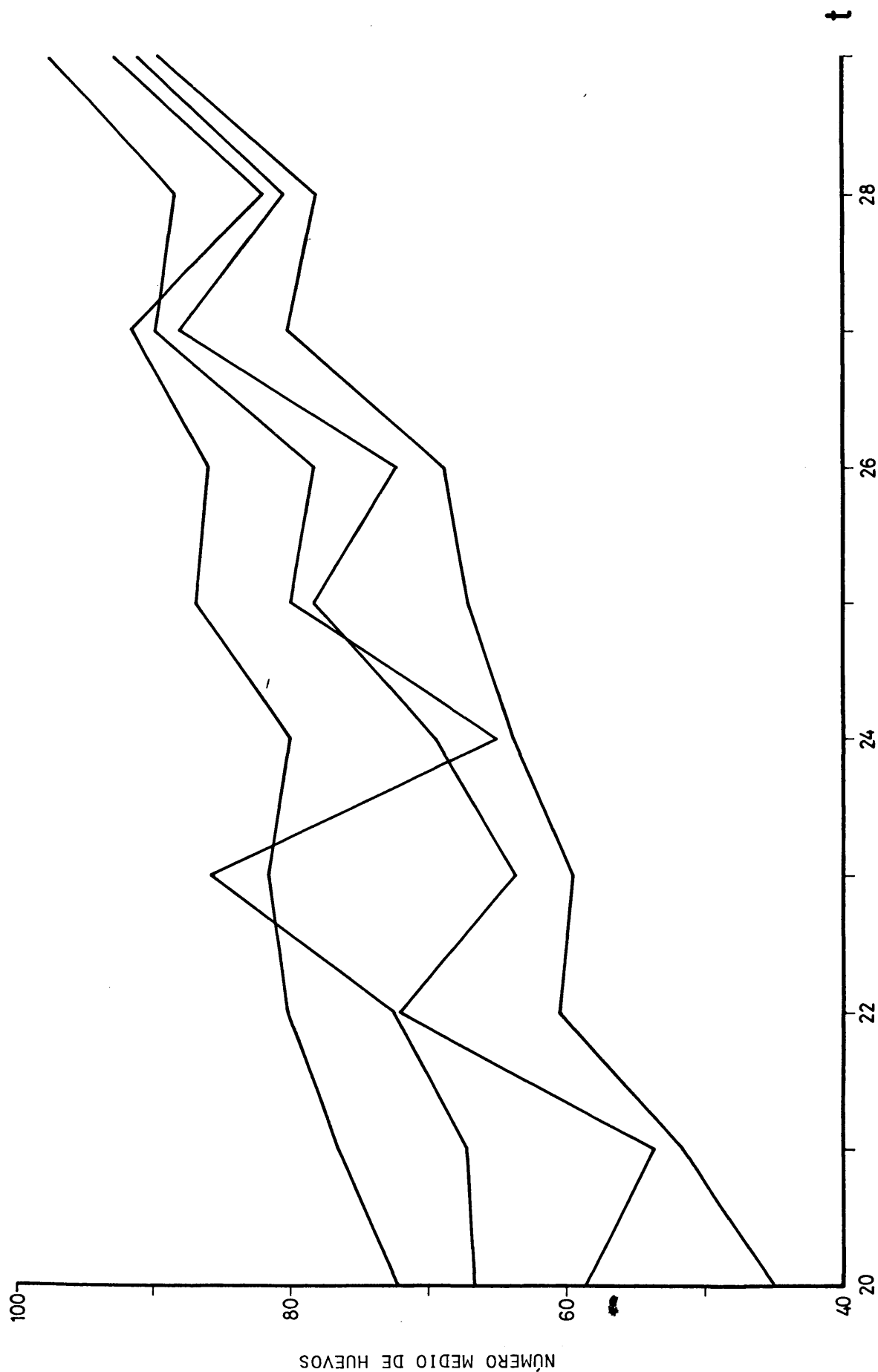


Figura 21.- Respuesta a la selección en las líneas de la población Sintética: 3ª fase.

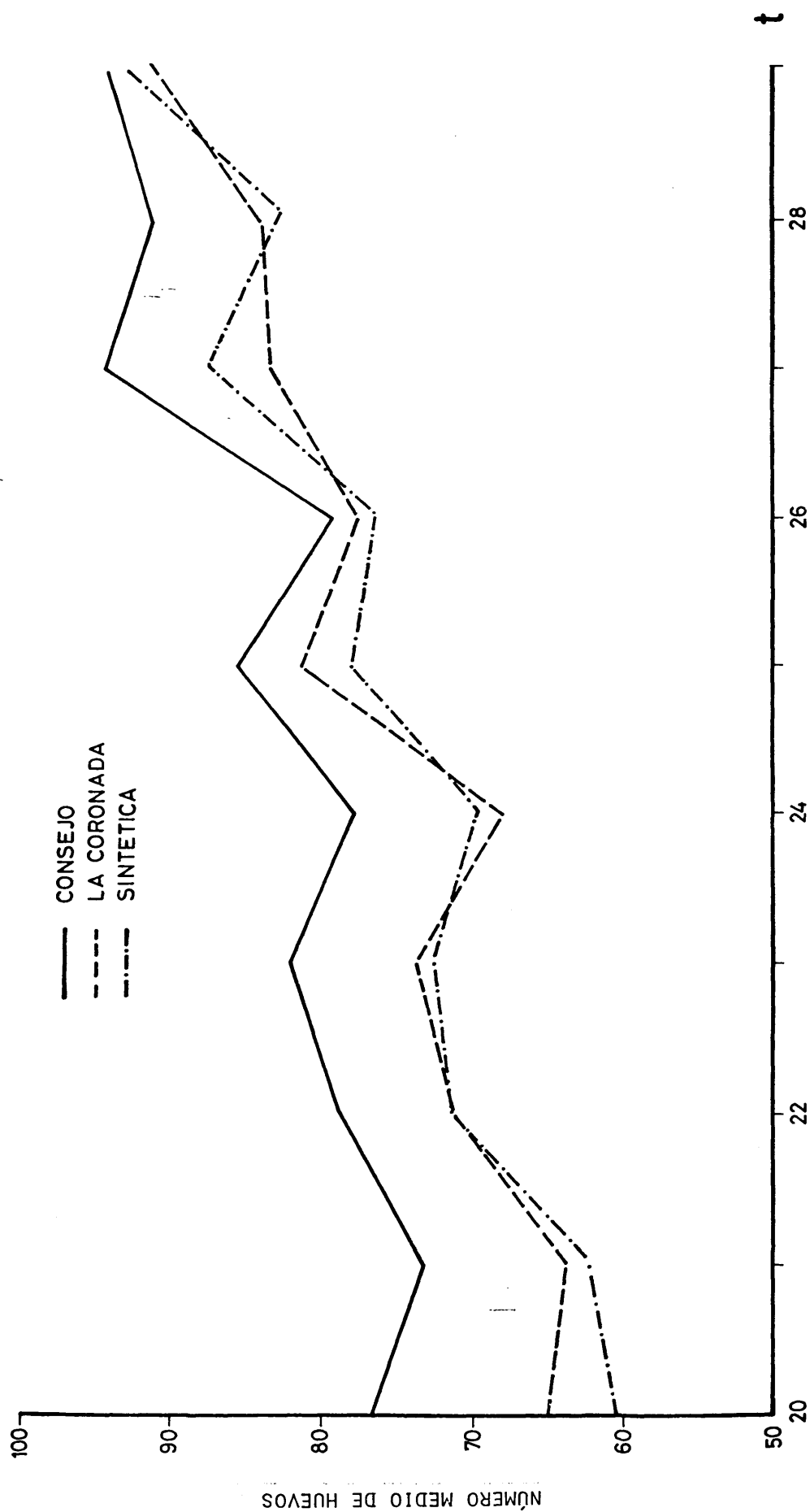


Figura 22.- Respuesta a la selección en las poblaciones Consejo, Coronada y Sintética (Promedios): 3ª fase.

TABLA 62

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS.

D) HEREDABILIDADES REALIZADAS ⁽¹⁾

Lineas	h_3^2	h_5^2
C1 ⁴	0,08 ± 0,005	0,14 ± 0,004
C2 ⁴	0,08 ± 0,007	0,03 ± 0,002
Promedio	0,08 ± 0,004	0,05 ± 0,002
L1 ⁴	0,17 ± 0,004	0,11 ± 0,002
L2 ⁴	0,12 ± 0,006	0,13 ± 0,004
Promedio	0,15 ± 0,003	0,11 ± 0,002
S1 ⁴	0,09 ± 0,013	0,12 ± 0,003
S2 ⁴	0,13 ± 0,001	0,10 ± 0,009
S3 ⁴	0,23 ± 0,008	0,08 ± 0,006
S4 ⁴	0,19 ± 0,003	0,16 ± 0,001
Promedio	0,14 ± 0,001	0,15 ± 0,001

(1) Calculadas para 3 y 5 generaciones de selección.
Errores típicos corregidos por efecto de deriva (HILL, 1972)

TABLA 63

RESPUESTA A LA SELECCION MEDIDA POR EL COEFICIENTE DE REGRESION DE LAS MEDIAS DE PUESTA EN GENERACIONES:

CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS.

<u>Lineas</u>	<u>$b \pm \sigma_b$</u>
$C1^4$	$1,84 \pm 0,55$
$C2^4$	$2,79 \pm 0,57$
Promedio	$2,31 \pm 0,43$
$L1^4$	$2,96 \pm 0,36$
$L2^4$	$2,58 \pm 0,57$
Promedio	$2,77 \pm 0,39$
$S1^4$	$3,66 \pm 0,65$
$S2^4$	$1,83 \pm 0,39$
$S3^4$	$3,04 \pm 0,63$
$S4^4$	$4,36 \pm 0,35$
Promedio	$3,22 \pm 0,39$

TABLA 64

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: PARAMETROS DE CUATRO VIAS.

DIFERENCIALES DE SELECCION

<u>Población</u>	<u>Generaciones 20-28</u>
Consejo	
Observado	24,65 ± 0,80
Ponderado	25,24 ± 0,93
Esperado	31,49 ± 1,26
Coronada	
Observado	20,61 ± 1,21
Ponderado	20,28 ± 1,58
Esperado	26,29 ± 1,17
Sintética	
Observado	26,57 ± 0,82
Ponderado	26,79 ± 0,91
Esperado	31,05 ± 0,84

embargo ambos son significativamente menores que el esperado.

Respecto a la descomposición de la varianza fenotípica en sus dos componentes (entre familias y dentro de familias) los datos se presentan en las Tablas 45-47 del Apéndice para esta tercera fase.

El aumento de consanguinidad conforme avanza la selección, figura en la Tabla 65 en la que se ha tomado como población base (y por tanto como coeficiente 0) la generación 20.

TABLA 65

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS.

COEFICIENTES DE CONSANGUINIDAD

<u>Generaciones</u>	<u>C1⁴</u>	<u>C2⁴</u>	<u>Promedio</u>	<u>L1⁴</u>	<u>L2⁴</u>	<u>Promedio</u>
21	0,01	0,00	0,005	0,02	0,01	0,015
22	0,00	0,00	0,000	0,00	0,03	0,015
23	0,03	0,01	0,020	0,03	0,02	0,025
24	0,05	0,05	0,050	0,05	0,02	0,035
25	0,05	0,03	0,040	0,05	0,05	0,050
26	0,06	0,04	0,050	0,06	0,06	0,060
27	0,08	0,06	0,070	0,10	0,07	0,085
28	0,09	0,08	0,085	0,09	0,09	0,090
29	0,09	0,07	0,080	0,12	0,07	0,095

<u>Generaciones</u>	<u>S1⁴</u>	<u>S2⁴</u>	<u>S3⁴</u>	<u>S4⁴</u>	<u>Promedio</u>
21	0,01	0,00	0,01	0,01	0,007
22	0,02	0,02	0,01	0,01	0,015
23	0,04	0,03	0,01	0,04	0,030
24	0,02	0,03	0,04	0,04	0,032
25	0,05	0,06	0,08	0,07	0,065
26	0,06	0,05	0,05	0,06	0,055
27	0,08	0,08	0,07	0,07	0,075
28	0,07	0,09	0,06	0,08	0,075
29	0,09	0,11	0,07	0,08	0,087

DISCUSSION

EXPERIMENTO I

El primer hecho que cabe constatar de nuestros datos es que existen diferencias en las medias y varianzas para peso de adultos, entre distintas poblaciones de *Tribolium castaneum* procedentes de diferentes localidades geográficas, diferencias que en principio pueden ser de origen genético o ambiental. En cualquier caso no existe información sobre la naturaleza adaptativa o no de estas diferencias geográficas.

Para el carácter peso de pupa medido en la primera generación de permanencia en el laboratorio existen diferencias entre las medias de las poblaciones de distinto origen geográfico. En este caso, puesto que todas las poblaciones fueron evaluadas en el mismo ambiente cabe concluir que estas diferencias son de origen genético.

Por otra parte lo que más llama la atención es la magnitud de estas diferencias cuando comparamos poblaciones recientemente recolectadas y poblaciones de larga permanencia en el laboratorio. En conjunto éstas últimas pesan un 20% más que las primeras.

Respecto a la variabilidad de las poblaciones, la de una de ellas, Carpio, es claramente superior a todas las demás, tanto naturales como de laboratorio, lo que se refleja en un mayor coeficiente de variación. El resto de las poblaciones naturales presenta una varianza menor que las de laboratorio pero como su media es también menor los coeficientes de variación resultan ser sólo ligeramente inferiores.

Respecto a la proporción de esta varianza que es de origen aditivo, la heredabilidad indica que es mayor en el conjunto de las poblaciones naturales.

Para el carácter peso de adulto las conclusiones son muy similares y en el caso de puesta de cuatro días, los resultados van en la misma dirección que los obtenidos para

peso de pupa, aunque dado el mayor coeficiente de variación de este carácter los resultados se comporten de forma más errática.

Nuestro siguiente interés es investigar cómo se establecen estas diferencias durante el proceso de domesticación y en lo posible, cuáles pueden ser las causas de estos cambios.

Del proceso de domesticación tal y como ocurre manteniendo las poblaciones en panmixia pero controlando los apareamientos y permaneciendo los individuos en pocillos aislados, cabe concluir que la primera modificación durante este proceso es el aumento muy rápido de la magnitud de la varianza excepto en la población Carpio que era la de máxima variabilidad dentro de este conjunto de poblaciones. La media no se modifica o baja muy ligeramente y como consecuencia de ambos procesos el coeficiente de variación crece rápidamente. Este aumento de variabilidad tiene un fuerte componente genético puesto que el estudio de la heredabilidad indica un aumento de la varianza genética aditiva. La ligera disminución de la media, es probablemente un artefacto del diseño experimental puesto que al muestrear la población a una determinada edad, pupas de 21 días, estamos inconscientemente seleccionando contra aquellos individuos que tardan un tiempo mayor en llegar al estadio de pupa, estando el tiempo de pupación positivamente correlacionado con el peso (ENGLERT y BELL, 1970).

Sabemos que los cambios en los parámetros genético-estadísticos son en última instancia reflejo de cambios en las frecuencias génicas y genotípicas. Sobre la naturaleza de estos cambios es poco lo que podemos inferir a partir de nuestros datos. KAUFFMAN y colab. (1977) sugiere que en la naturaleza el carácter está sujeto a selección estabilizadora para un óptimo intermedio y una parte de los genes que afectan al carácter muestran acción pleiotrópica con respecto a eficacia biológica, tal que el heterocigoto es el genotipo más eficaz, de modo que existe una selección, para estos genes,

en contra de los homocigotos que fenotípicamente exhibirían valores extremos. Si al pasar las poblaciones a condiciones de laboratorio esta selección dejase de actuar el primer cambio observado sería un aumento de la varianza tanto genética como fenotípica que concuerda con los datos obtenidos en nuestro experimento. Es probable que el proceso de domesticación conlleve a largo plazo un aumento en la media mucho más lento, y que sería consecuencia, probablemente, de una selección para alto peso en ambiente de laboratorio, selección que sería de tipo direccional hacia un nuevo óptimo y llevaría consigo una disminución de la varianza aditiva.

En las poblaciones mantenidas en cajas sin solapamiento de generaciones los resultados han sido similares a los anteriores, aunque en este caso no pudieron controlarse los apareamientos ni se dispone de estimas del tamaño de la población, que parece ha debido mantenerse bastante alto.

En las poblaciones mantenidas en cajas en las que no se impedía el solapamiento de generaciones la media sufrió un aumento significativo. Aunque existe poca información experimental sobre la influencia del solapamiento de generaciones en los procesos evolutivos de las poblaciones, puede aceptarse (CROW y KIMURA, 1970) que ambos sistemas son similares siempre que la población se encuentre en equilibrio respecto a la estructura de edades. En este caso, el establecimiento del equilibrio, puede ser responsable de este inmediato aumento de la media.

En cuanto al experimento de selección divergente, la selección fue efectiva en ambas direcciones para todas las poblaciones excepto para las de mayor y menor peso (Sevilla y Carpio) en las que no se obtuvieron respuestas en las direcciones hacia más alto y más bajo peso, respectivamente.

Las heredabilidades realizadas son inferiores a las estimadas por análisis de varianza, resultado similar al obtenido por WILSON y Colab. (1965) y CAMPO y TAGARRO (1977). GOODWILL (1974) ha sugerido que puede deberse a la existencia de ligamiento estrecho entre genes que afectan al peso de pupa.

GALL (1971) encontró una fuerte asimetría en la respuesta a la selección para este mismo carácter y lo justificó por la menor variabilidad fenotípica y, por lo tanto, el menor diferencial de selección que puede aplicarse en la dirección de bajo peso de pupa.

Nuestro experimento de selección no se ajusta en absoluto a este esquema, puesto que la selección fue, en conjunto, ligeramente más eficiente en la dirección de bajo peso de pupa. Es interesante hacer notar que a diferencia de los resultados de este autor, no existe disminución sino aumento de la varianza en el transcurso de la selección hacia bajo peso de pupa por lo que el diferencial de selección aplicado no disminuye. Probablemente este aumento se deba al cambio de las condiciones naturales a las de laboratorio tal y como hemos visto ocurría durante el proceso de domesticación.

El comportamiento del carácter peso de hembras vírgenes, evaluado únicamente en la tercera generación de permanencia en el laboratorio, no presenta uniformidad en las distintas poblaciones, probablemente como consecuencia del elevado coeficiente de variación de este carácter.

En resumen, tanto para el carácter peso de pupa a los 21 días como para el carácter peso de adultos, las poblaciones naturales presentan un peso medio inferior y una variabilidad genética superior a las poblaciones de laboratorio, aunque la diferencia en heredabilidad no sea, tal vez, tan grande como señalan los datos dada la falta de concordancía entre las heredabilidades realizadas y estimadas. Cabe pensar que el proceso de domesticación con respecto al peso consiste en un aumento de éste, por selección natural para adaptación a condiciones de laboratorio, y que conlleva una disminución de la varianza aditiva y por tanto de la heredabilidad. Sin embargo, el proceso es más complejo, puesto que el primer cambio que ocurre, es un aumento de la varianza, tanto fenotípica como genética, sin un cambio apreciable en la media. Este fenómeno puede explicarse como una consecuencía de la relajación de la selección que existe en la naturaleza para este carácter, que probablemente sea de tipo estabilizador para un óptimo intermedio.

EXPERIMENTO II

En el análisis de este experimento conviene diferenciar claramente varios aspectos:

- 1) El estudio de las diferencias genéticas entre las poblaciones Consejo y Coronada y la naturaleza genética de estas diferencias.
- 2) La formación de poblaciones sintéticas como medio de superar los límites a la selección artificial en líneas procedentes de la misma población base.
- 3) El esquema de subdivisión y cruce como sistema que permita un mejor aprovechamiento de la variabilidad existente en la población base.
- 4) El análisis de la variabilidad de la respuesta y la magnitud de sus distintos componentes.

* * *

La comparación entre los parámetros de las dos poblaciones base, al haberse llevado a cabo todas las estimas en las mismas condiciones ambientales, indica, como ya señalábamos antes, que las diferencias existentes son de origen genético. Los valores de la media y la heredabilidad son claramente, superior e inferior, respectivamente, en la población Consejo, fenómeno consistente con los datos obtenidos en el Experimento I, puesto que la población Consejo tiene una historia de permanencia en el laboratorio mucho mayor que la población Coronada.

Del conjunto de datos, tanto de los análisis de las poblaciones base, como de las primeras generaciones de selección, parece que puede concluirse que los valores de los parámetros, media, varianza y heredabilidad de la población Sintética son intermedios respecto a los de las poblaciones

parentales. No se detectan, según esto, diferencias entre la variabilidad tanto genética como fenotípica de la población Sintética frente la media de las poblaciones Consejo y Coronada. En cualquier caso, los valores de las heredabilidades realizadas en las tres poblaciones, no son significativamente diferentes.

La comparación de los parámetros genetico-estadísticos no indica si las diferencias genéticas entre estas dos poblaciones, Consejo y Coronada, son cuantitativas o cualitativas. El estudio de la naturaleza de estas diferencias puede ser abordado a través de la comparación de los límites a la selección artificial alcanzados en ambas poblaciones y en la sintética producto de su cruzamiento, ya que sólo en el caso de que en cada una de las poblaciones parentales existan genes favorables a la dirección de selección practicada que están ausentes en la otra, cabe esperar que el límite alcanzado por la población Sintética sea superior al de ambas poblaciones parentales que le dieron origen. Si el límite alcanzado por la Sintética es intermedio, esperaremos que los alelos en los loci que segregan en ambas poblaciones sean los mismos o equivalentes y finalmente, si el límite de la población sintética fuese igual que el de la población parental que lo tuviera más alto, ésto indicaría la existencia de alelos favorables específicos de esta población que están ausentes en la otra.

En nuestro caso, es claro que en la primera fase (generaciones 0-11), las medias de las poblaciones sintéticas permanecen intermedias entre las dos poblaciones parentales y, si bien, en la segunda (generaciones 12-19) son más similares a la de la población Coronada, en la tercera fase (generaciones 20-29) las diferencias entre ellas tienden a eliminarse y al final del experimento han desaparecido. Esto indica que lo más probable es que las diferencias entre las dos poblaciones parentales sean básicamente de tipo cuantitativo.

Este resultado puede quedar más claramente manifiesto en la Figura 23 en la que aparecen los límites a la selección alcanzados en cada fase. Para un determinado tamaño

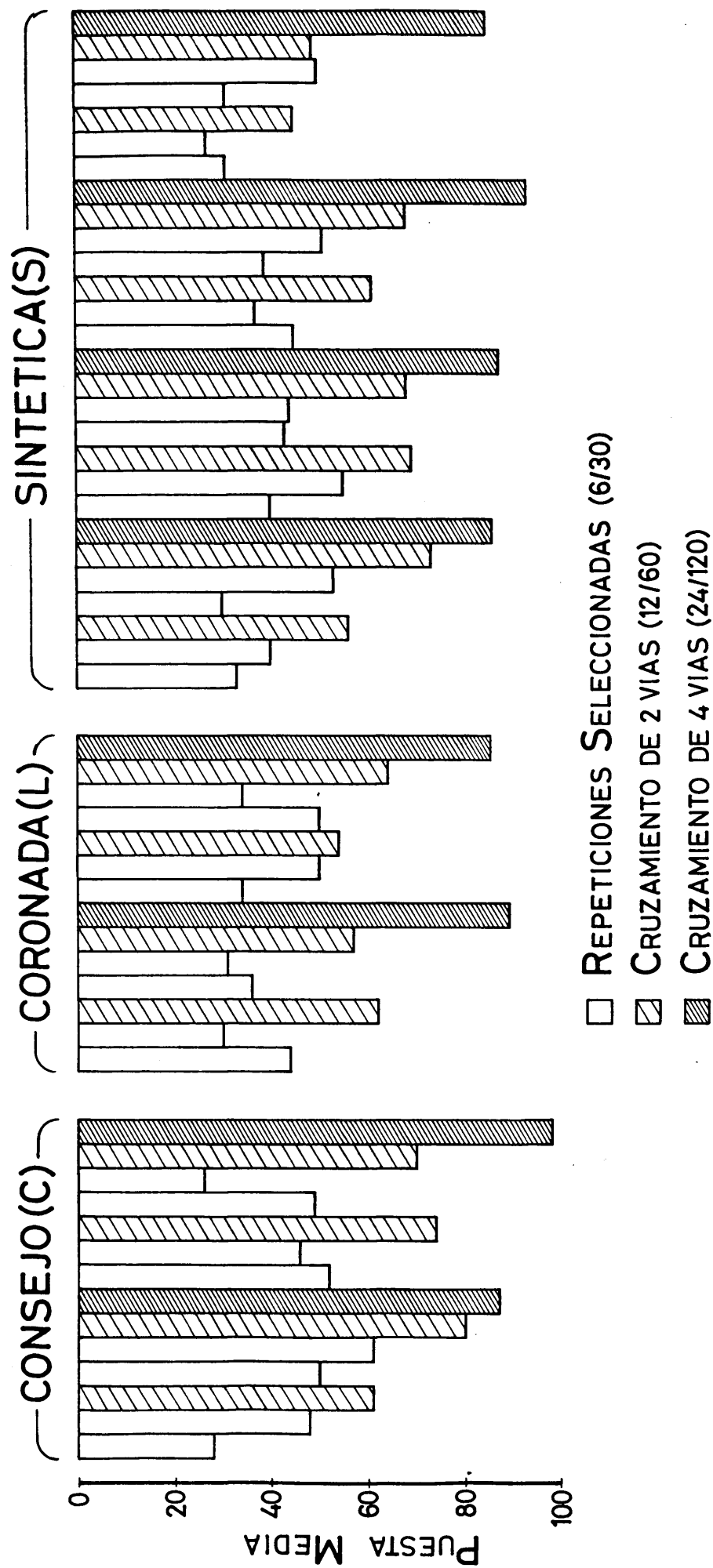


FIGURA 23.- Límites a la selección alcanzados por las distintas líneas, evaluados por la puesta media en las dos últimas generaciones de selección. (A la derecha de los valores correspondientes a cada dos repeticiones seleccionadas o cada dos cruzamientos de dos vías, aparece el de la línea sintética seleccionada producto de su cruzamiento).

efectivo estos límites son bastante semejantes en casi todas las líneas seleccionadas independientemente de la procedencia pura o sintética de las líneas, fenómeno que se observa más claramente a medida que el número de padres seleccionados por línea aumenta.

Esta comparación es lícita, puesto que si bien el límite alcanzado por una línea no es una cualidad de la población base, sino que depende del parámetro N_i , los límites alcanzados por distintas líneas, extraídas todas ellas de la misma población base, seleccionadas con la misma intensidad y tamaños efectivos crecientes, se convierte en una propiedad de la variación genética presente en la población.

* * *

Cuando se seleccionan líneas independientemente a partir de una misma población base, aparecen, por efecto de deriva, diferencias genéticas entre líneas que pueden aprovecharse por cruzamientos seguidos de selección en la nueva población sintética. En nuestro experimento, en cada población, cuando las líneas estaban próximas a su límite se efectuaba un cruzamiento entre ellas constituyendo sintéticas. Esta aproximación al límite se juzgaba por las débiles respuestas observadas en las generaciones inmediatamente anteriores al cruzamiento.

Los dos factores de interés en la comparación de una sintética con las poblaciones parentales son: 1) La ventaja alcanzada por selección en la línea sintética medida con respecto a la media de las poblaciones parentales y 2) El tiempo mínimo necesario para que esta ventaja aparezca.

Como indica la Tabla 66 en todos los casos, las líneas sintéticas superaron tanto la media parental como a la mejor de éstas, en tiempos medios que no exceden las 2,4 generaciones, obteniéndose una ventaja final entre una y tres desviaciones fenotípicas de la población base correspondiente, lo que indica que las diferencias genéticas entre las líneas son de tipo cualitativo y que además estas diferencias

TABLA 66

Ventajas media final (en desviaciones típicas fenotípicas de la población base correspondiente) obtenida por selección de líneas sintéticas, con respecto a la media final de sus líneas parentales (\bar{V}_P) y a la mejor de éstas (\bar{V}_M) y número medio de generaciones (\bar{T}) necesario para alcanzarla en puesta de hembras vírgenes de T. castaneum. (Todos los valores de \bar{V}_P y \bar{V}_M significativos al 5%).

<u>Tipo de línea sintética</u>	<u>Número de líneas</u>	<u>\bar{V}_P</u>	<u>\bar{T}_P</u>	<u>\bar{V}_M</u>	<u>\bar{T}_M</u>
C ²	4	1,7	1,5	1,1	1,7
L ²	4	2	1	1,5	2,2
LC ²	8	1,5	1,9	0,9	2,4
C ⁴	2	1,9	0	1,5	1,5
L ⁴	2	2,7	0	2,5	1
LC ⁴	4	3,0	0,5	2,6	1,2

son importantes.

* * *

Los esquemas de subdivisión y cruzamientos permiten además una utilización más completa de la variación genética presente originalmente en las poblaciones base, puesto que como señalamos en la Introducción bajo un modelo aditivo conducen al mismo límite que la selección masal, pero si existen alelos recesivos a baja frecuencia favorables a la dirección de selección practicada el límite es más alto, aunque tarda más tiempo en ser alcanzado. En nuestro experimento, al no existir una población control, no podemos hacer comparaciones precisas. Sin embargo, los valores medios obtenidos en nuestro experimento para la población Consejo se mantienen, por lo menos hasta la generación 29, por debajo de los obtenidos por RUANO y colab. (1975) en un experimento de selección masal para la misma intensidad de selección y tamaños efectivos similares.

* * *

Desde la publicación de los estudios de HILL (1972 a, b; 1974) sobre la variabilidad de la respuesta a la selección y los distintos tipos de errores involucrados en la estimación de las heredabilidades realizadas, sólo se ha analizado un experimento de selección (BAKER y colab. 1975) aplicando esta metodología.

En nuestro caso, del estudio detallado de la variabilidad en las primeras generaciones de selección podemos concluir:

- 1) Los errores verdaderos de las estimas de la heredabilidad realizada resultan ser un 15-30% superiores a los que corresponderían al de un simple coeficiente de regresión.

- 2) La magnitud relativa de los componentes σ_d^2 (varianza de deriva) y σ_e^2 (varianza del error) puede ser distinta según el tipo de población. Este resultado es lógico puesto que existen diferencias genéticas en frecuencias génicas entre las poblaciones.
- 3) La variabilidad de la respuesta en la población Consejo es notablemente mayor que la esperada. En cualquier caso, la magnitud de la varianza de la respuesta hace difícil la predicción, sobre todo en la práctica puesto que sólo se selecciona una línea.
- 4) Tal vez lo más interesante sea la gran magnitud de la varianza común a todos los individuos de una generación para este carácter. Esto, unido al hecho de que el coeficiente de variación es alto, puede crear ambigüedad en la interpretación de los resultados. En cualquier caso, la magnitud de este componente no ha sido medida para otros caracteres, y si se encontrase un fenómeno semejante ello cuestionaría su uso en la experimentación piloto.

* * *

OROZCO (1975) ha examinado detenidamente la evolución de la varianza a través de la selección y ha sugerido que una transformación de los datos del tipo x/\sqrt{x} podría ser un cambio de escala adecuado para interpretar esta evolución y suprimir la alta correlación entre media y varianza para este carácter. En nuestro caso, aunque no hemos aplicado ninguna transformación, la medida de la variabilidad fenotípica a través del coeficiente de variación indica una disminución progresiva hasta la generación 20, como cabría esperar del proceso selectivo. Sin embargo, conforme nos acercamos al límite en la tercera fase esta tendencia es muy débil.

Los cambios en los componentes de la varianza son muy erráticos debido fundamentalmente, sobre todo en la primera fase, al bajo tamaño efectivo de las líneas. En cualquier caso los valores de la varianza familiar se mantienen altos, incluso cerca de los límites a la selección, resulta-

do similar al obtenido por RUANO y colab. (1975).

Existe, por último, un deterioro de la eficacia biológica conforme avanza el proceso selectivo, debido fundamentalmente al aumento de la consanguinidad y a la oposición de las fuerzas de la selección natural.

A pesar de la diferente complejidad del mundo ganadero respecto a los organismos piloto, algo puede decirse respecto a las implicaciones de estos resultados en la Mejora Genética Animal.

En primer lugar, la estima de la posible diferencia entre la heredabilidad de la sintética y la de la media de las poblaciones parentales, es difícil que tenga precisión sobre todo con los recursos usualmente disponibles en mejora ganadera. Como además existe poca información sobre la naturaleza de las diferencias genéticas existentes entre razas, la predicción de la respuesta a la selección de la población sintética a largo plazo es problemática. Esto, unido a que la magnitud de la varianza de la respuesta puede ser grande, hace que el futuro de una nueva raza sea en esencia aleatorio. Esto es relevante en lo que refiere a un solo carácter puesto que en algunas circunstancias, como en la creación de nuevas razas de vacuno *Bos indicus* x *Bos taurus* para especies tropicales, se ha tenido éxito en la introducción de características productivas de razas europeas en razas adaptadas a condiciones climáticas extremas.

En cualquier caso, queda en pie el hecho de que, puesto que la producción artificial de mutaciones no es una técnica aplicable, la única forma de rotura del límite a la selección artificial, es la introducción en dicha línea de material genético nuevo por cruzamiento con otra u otras y formación de sintéticas, de donde se deduce la importancia de salvaguardar razas domésticas a punto de extinguirse con objeto de formar una especie de "banco de genes" utilizables en el futuro.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

Se estudiaron detenidamente las diferencias genéticas entre poblaciones de Tribolium castaneum por medio de dos experimentos.

En el primero de ellos, se llevó a cabo una comparación de los parámetros genético-estadísticos, entre seis poblaciones naturales y dos de laboratorio, para tres caracteres cuantitativos: peso de pupa a los 21 días, peso de adulto y puesta de hembras vírgenes. Para los tres caracteres, las poblaciones naturales presentan un peso medio menor y una variabilidad genética - medida por el coeficiente de heredabilidad - mayor que las poblaciones de laboratorio. A continuación se estudiaron los cambios en estos parámetros que ocurren en las poblaciones naturales durante el proceso de adaptación a condiciones de laboratorio en tres situaciones diferentes: manteniendo las poblaciones en pocillos aislados, controlando los apareamientos, en cajas de población en las que se impedía el solapamiento de generaciones y en cajas de población en las que éste se permitía. Los resultados indican que el cambio inicial más importante fue el aumento de la varianza, tanto fenotípica como genética, y que explicamos como una consecuencia de la relajación de la selección natural, de tipo estabilizador, que existe en la naturaleza para este carácter. Tanto en las poblaciones mantenidas en pocillos como en cajas sin solapamiento de generaciones no se observó un cambio en la media aunque sí en las poblaciones mantenidas en cajas con solapamiento, lo que se relaciona con el establecimiento de un equilibrio en la estructura de edades de la población. Por otra parte, en cada una de las poblaciones naturales, se realizó selección divergente y se compararon las estimas de las heredabilidades previas y realizadas.

El segundo experimento fue diseñado para estudiar más detalladamente la naturaleza de las diferencias genéticas en-

tre dos poblaciones de Tribolium castaneum para el carácter puesta de hembras vírgenes, comparando los límites a la selección artificial en estas dos poblaciones y en una sintética formada con ellas. Se concluye que lo más probable es que las diferencias sean únicamente de tipo cuantitativo. El esquema de selección utilizado, subdivisión, cruzamientos y re-selección, permite obtener información adicional sobre la naturaleza de las diferencias genéticas entre líneas seleccionadas independientemente de una misma población base. Se concluye que estas diferencias son de tipo cualitativo e importantes y pueden ser aprovechadas por medio de la formación de poblaciones sintéticas. Finalmente, se analiza la magnitud de los distintos componentes de la varianza de la respuesta a la selección y se discuten los problemas que plantea respecto a la predicción de la misma.

Por último, se dan algunas sugerencias sobre las posibles implicaciones de estos resultados en el campo de la Mejora Genética Animal.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento:

Al Dr. D. Fernando Orozco, Jefe del Departamento de Genética Cuantitativa y Mejora Animal del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, Director del presente trabajo.

Al Dr. D. Carlos López-Fanjul, Profesor Agregado de Genética Evolutiva de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense de Madrid por todos sus consejos e indicaciones, que hicieron posible la terminación de este trabajo.

A D. Rafael Díez y D. Juan José Jurado por su colaboración en la realización de los programas de computador.

A D. Angel Frías por su esmero en la delineación de los gráficos.

A D^o Carmen García, D^o Paula Vazquez, y D^o Pilar López, por el trabajo de mecanografía.

También quiero agradecer su colaboración a todo el equipo de este Departamento. Ellos son: D. Jesus Aguilar, D Agustín Arias, D^o Carmen Alvarez, D. Antonio Barrera, D. Francisco Cárceles, D. José Luis Campo, D^o Asunción Cortijo, D^o M^o del Carmen Fuentes, D^o Araceli Gallego, D. Ramiro Gómez Ruano, D. Bartolomé Jodar, D^o Pilar Lladó, D^o Isabel de la Peña, D^o Concepción Salgado, D. Luis Silvela, D^o Pilar Tagarro, D. Javier Tejido y D^o M^o Laura de Vicente.

Al Centro de Cálculo del I.N.I.A. por las facilidades concedidas para el uso de sus instalaciones.

Por último, mi más profundo agradecimiento a mi mujer, Blanca, por su constante ayuda moral y material.

BIBLIOGRAFIA

- ABE, T.; KOMATSU, M.; OISHI, T. y KAGEYAMA, A., 1975.- Genetic polymorphism of milk proteins in Japanese cattle and European cattle breeds in Japan. Japanese Journal of Zootechnical Science, 46: 591-599.
- ANDERSON, W.W., 1968.- Further evidence for coadaptation in crosses between geographic populations of Drosophila pseudoobscura. Genetical Research, 12: 317-330.
- ANDERSON, W.W.; DOBZHANSKY, Th. y PAVLOSKY, O., 1972.- A natural population of Drosophila transferred to a laboratory environment. Heredity, 28: 101-107.
- ANDERSON, V.L. y McLEAN, R.A., 1974.- Design of experiments: An realistic approach. Marced Dekker Inc., New York.
- ASTEN, P.H.F.M. van y BUIS, R.C., 1977.- Gene frequencies of blood groups in Dutch swine breeds. Animal Blood Groups and Biochemical Genetics, 8: 39-43.
- AYALA, F.J., 1974.- Biological evolution: Natural selection or random walk? Amer. Sci., 62: 692-701.
- AYALA, F.J.; POWELL, J.R. y DOBZHANSKY, Th., 1971.- Polymorphism in continental and island populations of Drosophila willistoni. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA), 68: 2480-2483.
- AYALA, F.J.; POWELL, J.R.; TRACEY, M.L.; MOURASÃO, C.A. y PEREZ-SALAS, S., 1972.- Enzyme variability in the Drosophila willistoni group. IV. Genic variation in natural populations of D. willistoni. Genetics, 71: 113-139.

- BAKER, R.L.; CHAPMAN, A.B. y WARDELL, R.T., 1975.- Direct response to selection for postweaning gain in the rat. *Genetics*, 80: 171-189.
- BECKENBACH, A.T. y PRAKASH, S., 1977.- Examination of allelic variation at the hexokinase loci of Drosophila pseudoobscura and D. persimilis by different methods. *Genetic*, 87: 743-761.
- BECKER, W.A., 1969.- *Manual of Procedures in Quantitative Genetics*. Washington State University Press.
- BENNETT, C.A. y FRANKLIN, N.L., 1954.- *Statistical analysis in chemistry and the chemical industry*. John Wiley, New York.
- BERRY, R.J., 1964.- The evolution of an island population of the house mouse. *Evolution*, 18: 468-483.
- BERRY, R.J., 1969.- The genetical implications of domestication in animals. "Domestication and Exploitation of Plants and Animals". Gerald Duckworth & Co., London, pp.: 207-217.
- BRYANT, E.H., 1974.- On the adaptative significance of enzyme polymorphisms in relation to environmental variability. *The American Naturalist*, 108: 1-19.
- CAMPO, J.L. y TAGARRO, P., 1977.- Comparison of three selection methods for pupal weight of *Tribolium castaneum*. *Annales de Génétique et de Sélection animale*, 9: 259-268.
- CARSON, H.L., 1959.- Genetic conditions which promote or retard the formation of species. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 24: 87-105.
- COBBS, G., 1976.- Polymorphism for dimerizing ability at the esterase-5 locus in Drosophila pseudoobscura. *Geneticis*, 82: 53-62.
- COBBS, G., y PRAKASH, S., 1977.- A comparative study of the esterase-5 locus in Drosophila pseudoobscura, D. persimilis and D. miranda. *Genetics*, 85: 697-711.

- COYNE, J., 1976.- Lack of genic similarity between two sibling species as revealed by varied techniques. *Genetics*, 84: 593-607.
- CRESS, C.E., 1966.- Heterosis of the hybrid related to gene frequency differences between two populations. *Genetics*, 53: 269-274.
- CROW, J.F. y KIMURA, M., 1970.- *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper and Row. New York.
- CUNDIFF, L.V., 1970.- Experimental results on crossbreeding cattle for beef production. *Journal of Animal Science*, 30: 694-705.
- CUNHA, A.B.; DOBZHANSKY, Th.; PAVLOVSKY, O. y SPASSKY, B., 1959.- Genetics of natural populations. XXVIII. Supplementary data on the chromosomal polymorphism in Drosophila willistoni in its relation to the environment. *Evolution*, 13: 389-404.
- DAVID, J.R. y BOCQUET, C., 1975.- Similarities and differences in latitudinal adaptation of two Drosophila sibling species. *Nature*, 257: 588-590.
- DEMPSTER, E.R. y LERNER, I.M., 1950.- Heritability of threshold characters. *Genetics*, 35: 212-236.
- DE VICENTE, F., 1976.- Predicción de la respuesta a la selección en poblaciones sintéticas. Tesina. Universidad Complutense de Madrid.
- DICKERSON, G., 1969.- Experimental approaches in utilising breeds resources. *Animal Breeding Abstracts*, 37: 191-202.
- DOBZHANSKY, Th., 1951.- *Genetics and the Origen of Species*. 3d. ed., rev. Columbia, New York.
- DOBZHANSKY, Th., 1970.- *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia, New York.

- DOBZHANSKY, Th.; AYALA, F.J.; STEBBINS, G.L. y VALENTINE, J.W., 1976.- Evolution. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
- DONALD, H.P., GIBSON, D. y RUSSEL, W.S., 1977.- Estimations of heterosis in crossbred dairy cattle. Animal Production, 25: 193-208.
- ENGLERT, D.C. y BELL, A.E., 1970.- Selection for time of pupation in Tribolium castaneum. Genetics, 64: 544-552.
- FALCONER, D.S., 1960.- Introduction to Quantitative Genetics. Oliver and Boyd. Edinburgh.
- FALCONER, D.S. y KING, J.W.B., 1952.- A study of selection limits in the mouse. Journal of Genetics, 51: 561-581.
- FOSTER, J.B., 1964.- Evolution of mammals on islands. Nature, Lond., 202: 234-235.
- FRANKHAM, R.; JONES, L.P. y BARKER, J.S.F., 1968.- The effects of population for a quantitative character in Drosophila. III. Analyses of the lines. Genetical Research, 12: 267-283.
- FUENTES, M.C., 1973.- Respuesta directa y correlacionada del peso y la puesta de Tribolium castaneum. Tesis doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos. Universidad Politécnica de Madrid.
- FUENTES, M.C. y OROZCO, F., 1970.- Influencia de diversos factores en la puesta del "Tribolium castaneum". II. Influencia de una amplia gama de temperaturas en la puesta. Anales I.N.I.A., 19: 375-401.
- GALL, G.A.E., 1971.- Replicated selection for 21-day pupa weight of Tribolium castaneum. Theoretical and Applied Genetics, 41: 164-173.
- GILIBERT, J., 1974.- Une nouvelle race bovine: le Renitelo. Revue d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux, 27: 5-37.

- GOODWILL, R., 1974.- Comparison of three selection programs using Tribolium castaneum. The Journal of Heredity, 65: 8-14.
- HAYTER, S., 1971.- Selection Procedures in Populations. Tesis doctoral. Universidad de Edimburgo.
- HILL, W.G., 1970.- Design of experiments to estimate heritability by regression of offspring on selection parents. Biometrics, 26: 565-571.
- HILL, W.G., 1971.- Theoretical aspects of crossbreeding. Annales de Génétique et de Sélection animale, 3: 23-34.
- HILL, W.G., 1972a.- Estimation of realised heritabilities from selection experiments. I. Divergent selection. Biometrics, 28: 747-766.
- HILL, W.G., 1972b.- Estimation of realised heritabilities from selection experiments. II. Divergent selection. Biometrics, 28: 767-780.
- HILL, W.G., 1973.- Analysis of selection experiments. American Breeders' Roundtable. Kansas City.
- HILL, W.G., 1974.- Size of experiments for breed or strain comparisons. Proc. Working Symposium Breed evaluation and crossing experiments, Zeist.
- HILL, W.G., 1974.- Variability of response to selection in genetics experiments. Biometrics, 30: 363-366.
- HILL, W.G. y ROBERTSON, A., 1966.- The effect of linkage on limits to artificial selection. Genetical Research, 8: 269-294.
- HILL, W.G. y SMITH, C., 1977.- Alternative response. Biometrics, 33: 234-236.
- HOLDAS, S. y PETEHAZI, G., 1975.- A new rabbit breed and new management systems. Mezhduma rodnyi sel'skokhozyaistvennyi Zhurnal, 4: 67-70.
- HOWE, R.R. y JAMES, J.W., 1973.- Response to selection in synthetic lines of Drosophila melanogaster. Australian Jour-

nal of Biological Sciences, 26: 613-623.

IVANYI, J., 1975.- Polymorphism of chicken serum allotypes.
Journal of Immunogenetics, 2: 69-78

JACKSON, N. y JAMES, J.W., 1970.- Comparison of three australian Merino strains for wool and body traits. II. Estimates of between-stud genetic parameters. Australian Journal of Agricultural Research, 21: 837-856.

JAMES, J.W., 1966.- Selection from one or several populations. Australian Journal of Agricultural Research, 17: 583-589.

JAMES, J.W., 1972.- Optimum selection intensity in breeding programmes. Animal Production, 14: 1-9.

JODAR, B. y LOPEZ-FANJUL, C., 1977.- Optimum proportions selected with unequal sex numbers. Theoretical and Applied Genetics, 50: 57-61.

KARAOETIAN, S.K., 1974.- A new indigenous breed of fowl the Everan. Biologicheskii Zhurnal, Armenii, 27: 3-14.

KATZ, A.J. y ENFIELD, F.D., 1977.- Response to selection for increased pupa weight in Tribolium castaneum as related to population structure. Genetical Research, 30: 237-246.

KAUFFMAN, P.K.; ENFIELD, F.D. y COMSTOCK, R.E., 1977.- Stabilizing selection for pupa weight in Tribolium castaneum. Genetics, 87: 327-341.

KAWAHARA, T., 1972.- Genetic changes occurring in wild quails due to natural selection under domestication. Annual Report of National Institute of Genetics (Japan), 22: 111-112.

KAWAHARA, T., 1973.- Comparative study of quantitative traits between wild and domestic japanese quail (Coturnix coturnix japonica). Exp. Animal, 12: 139-150.

KIMURA, M. y OHTA, T., 1971.- Protein polymorphism as a phase of molecular evolution. Nature, 229: 467-469.

KING, H.D. y DONALDSON, H.H., 1929.- Life processes and size of body and organs of the Gray Norway rat during ten

- generations in captivity. American Anatomy, Mem. nº 14.
- KING, H.D. y DONALDSON, H.H., 1939.- Life processes in Gray Norway rats during fourteen years in captivity. American Anatomy, Mem. nº 17.
- KING, J.K. y JUKES, T.H., 1969.- Non-darwinian evolution. Science, 164: 788-798.
- LAKOVAARA, S. y SAURA, A., 1971a.- Genetic variation in natural populations in Drosophila obscura. Genetics, 69: 377-384.
- LAKOVAARA, S. y SAURA, A., 1971b.- Genetic variation in marginal populations of D. subobscura. Hereditas, 69: 77-82.
- LEPESME, P., 1944.- Les coléoptères des denrées alimentaires et des produits industriels entreposés. Encycl. ento., A 22: 1-35.
- LEVINS, R., 1968.- Evolution in changing environments. Princeton University Press.
- LEWONTIN, R.C. y HUBBY, J.L., 1966.- A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics, 54: 595-609.
- LEWONTIN, R., 1975.- The Genetic Basis of Evolutionary Change. Columbia University Press. New York.
- LI, F.H. y RODERICK, T.H., 1970.- Computer calculation of Wright's inbreeding coefficient by Cruden's method. Journal of Heredity, 61: 37-38.
- LOPEZ-FANJUL, C., 1970.- Selection for quantitative traits in pure populations and their crosses in Drosophila melanogaster. Tesis doctoral. Universidad de Edimburgo.
- LOPEZ-FANJUL, C., 1974.- Selection from crossbred populations. Animal Breeding Abstracts, 42: 403-416.

- LOPEZ-FANJUL, C. y HILL, W.G., 1973a.- Genetic differences between populations of Drosophila melanogaster for a quantitative trait. I. Laboratory populations. Genetical Research, 22: 51-68.
- LOPEZ-FANJUL, C., y HILL, W.G., 1973b.- Genetic differences between populations of Drosophila melanogaster for a quantitative trait. II. Wild and laboratory populations. Genetical Research, 22: 69-78.
- McCLELLAND, T.H., 1975.- About sheep breeding, speeding up the creation of new breeds. Animal Breeding Research Organisation Report. Edinburgh. Agricultural Research Council: 5-9.
- MCDONALD, J.F. y AYALA, F.J., 1974.- Genetic response to environmental heterogeneity. Nature, 250: 572-574.
- MCDOWELL, R.E. y PRAKASH, S., 1976.- Allelic heterogeneity within allozymes separated by electrophoresis in Drosophila pseudoobscura. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA), 73: 4150-4153.
- McFARQUHAR, A.M. y ROBERTSON, F.W., 1963.- The lack of evidence for coadaptation in crosses between geographical races of Drosophila subobscura. Genetical Research, 4: 104-131.
- MADALENA, F.E. y HILL, W.G., 1972.- Population structure in artificial selection programmes: simulation studies. Genetical Research, 20: 75-99.
- MADALENA, F.E. y ROBERTSON, A., 1975.- Population structure in artificial selection: studies with Drosophila melanogaster. Genetical Research, 24: 113-126.
- MAIJALA, K., 1976.- General aspects in defining breeding goals in farm animals. Acta Agriculturae Scandinavica, 26: 40-46.
- MALÉCOT, G., 1969.- Consanguinité panmictique et consanguinité systématique (Coefficients de Wright et de Malécot). Annales de Génétique et de Sélection animale, 1: 237-242.

- MARINKOVIĆ, D. y AYALA, F.J., 1975a.- Fitness of allozyme variants of Drosophila pseudoobscura. I. Selection at the Pgm-1 and Me-2 loci. *Genetics*, 79: 85-95.
- MARINKOVIĆ, D. y AYALA, F.J., 1975b.- Fitness of allozyme variants in Drosophila pseudoobscura. II. Selection at the Est-5, odh, and Mdh-2 loci. *Genetical Research*, 24: 137-149.
- MARTIN DE LA HINOJOSA, M.I., 1974.- Estimación de parámetros genéticos en poblaciones puras y cruzadas de Tribolium castaneum. Tesina. Universidad Complutense de Madrid.
- MARUYAMA, T., 1970.- On the fixation probability of mutant genes in a subdivided population. *Genetical Research*, 15: 221-225.
- MEDEUBEKOV, K.U.; KASENOV, T.K. y POPOV, I.N., 1977.- Novaya proda ovets-severokazakhskii merinos. *Vestnik Sel'skokhozyaistvennoi Nauki*, № 1: 64-72.
- MEYER, H.H. y ENFIELD, F.D., 1975.- Experimental evidence on limitations of the heritability parameter. *Theoretical and Applied Genetics*, 45: 268-273.
- MILKMAN, R.D., 1965.- The genetic basis of natural variation. VII. The individuality of polygenic combinations in Drosophila. *Genetics*, 52: 789-799.
- MILKMAN, R.D., 1970.- The genetic basis of natural variation. X. Recurrence of cve polygenes. *Genetix*, 65: 289-303.
- MISHAREV, S.S.; ZAPOROZHTSEV, E.B. y NIKITENKO, V.A., 1974.- Angora-Don goats. *Trudy. Vsesoyuznyi Nauchno-Iss-Ledovatel, Skii Institut Octsevodstva i Kozovodstva* 3(1): 48-55.
- MOAV, R., 1966.- Specialized sire and dam lines. *Animal Production*, 8: 193.
- NEI, M., 1965.- Variation and covariation of gene frequencies in subdivided populations. *Evolution*, 19: 256-258.

- NEI, M., 1975.- Molecular Population Genetics and Evolution. American Elsevier, New York.
- NEI, M. y LI, W-H., 1973.- Linkage disequilibrium in subdivided populations. *Genetics*, 73: 213-219.
- NEVO, E., 1976.- Adaptative strategies of genetic systems in constant and varying environments. *Population Genetics and ecology* Academic Press, Inc. New York.
- NEWMAN, J.A., 1960.- Reciprocal recurrent selection for body size in the mouse. Ph. D. Thesis. University of Edinburgh.
- NGUYEN, T.C. y RUFFET, G., 1975.- Les groups sanguins des ovins. II. Facteurs antigéniques supplémentaires dans les systèmes A, B, C et M; estimation des frequencias "alléliques" aux systèmes A, B, C, D, M, et R dans les races françaises Benichon-du-Cher, Ile-de-France et Texel. *Annales de Génétique et Sélection Animale*, 7: 145-157.
- NISHIDA, A. y ABE, T., 1974.- The distribution of genetic and environmental effects and the linearity of heritability. *Canadian Journal of Genetics and Citology*, 16: 3-10.
- O'BRIEN, S.J. y MacINTYRE, R.J., 1969.- An analysis of gene-enzyme variability in natural populations of Drosophila melanogaster and Drosophila simulans. *The American Naturalist*, 103: 97-113.
- OLAUSSON, A. y RÖNNINGEN, K., 1975.- Estimation of genetic parameters for threshold characters. *Acta Agricultural Scandianvica*, 25: 201-208.
- OROZCO, F., 1975.- Changes of scale in the study of the evolution of the genetic variance through selection in Tribolium castaneum. *Annales de Génétique et de Sélection animale*, 7: 205-223.
- OROZCO, F., CAMPO, J.L. y TAGARRO, P., 1973.- Influencia de diversos factores en la puesta del Tribolium castaneum. *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias*, 2: 37-52.

- OROZCO, F. y FUENTES, M.C., 1970.- Influencia de diversos factores en la puesta del Tribolium castaneum. I. Influencia de la temperatura en la puesta y en el desarrollo. Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, 19: 137-149.
- OSMAN, H. y ROBERTSON, A., 1968.- The introduction of genetic material from inferior to superior strains. Genetical Research, 12: 221-236.
- POWELL, J.R., 1971.- Genetic polymorphisms in varied environments. Science, 174: 1035-1036.
- PRAKASH, S., 1973.- Patterns of gene variation in central and marginal populations of Drosophila robusta. Genetics, 75: 347-369.
- PRAKASH, S., 1977.- Gene polymorphism in natural populations of Drosophila persimilis. Genetics, 85: 513-520.
- PRAKASH, S., LEWONTIN, R.C. y HUBBY, J.L., 1969.- A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics, 72: 169-175.
- PREVOSTI, A., 1955.- Geographical variability in quantitative traits in populations of Drosophila subobscura. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20: 294-299.
- PRICE, E.O. y KING, J.A., 1968.- Adaptation of domestic animals. Ed. by E.S.E. HAFEZ pp 34-45. Lea & Feibiger. Philadelphia.
- RANJAN, S. y PINGEL, H., 1977.- A review on biochemical polymorphism in poultry. Indian Poultry Gazette, 61: 1-10.
- RASMUSEN, B.A., 1976.- Relationships between blood types and reproductive performance in pigs. Proceedings, International Pig Veterinary Society, 4th International Congress, Ames.

- RAZUNGLES, J., 1977.- Heritabilité des caractères discrets. Etude bibliographique critique. Annales de Génétique et de Sélection animale, 9: 43-61.
- ROBERTS, R.C., 1967a.- The limits to artificial selection for body weight in the mouse. III. Selection from crosses between previously selected lines. Genetical Research, 9: 73-85.
- ROBERTS, R.C., 1967b.- The limits to artificial selection for body weight in the mouse. IV. Sources of new genetic variance. Irradiation and out-crossing. Genetical Research, 9: 87-98.
- ROBERTSON, A., 1952.- The effects of inbreeding on the variation due to recessive genes. Genetics, 37: 189-207.
- ROBERTSON, A., 1955.- Selection in animals: Synthesis. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20: 225-229.
- ROBERTSON, A., 1960.- A theory of limits in artificial selection. Proceedings of the Royal Society. Sr. B, 153: 234-249.
- ROBERTSON, A., 1961.- Inbreeding in artificial selection programmes. Genetical Research, 2: 189-194.
- ROBERTSON, A., 1970.- A theory of limits in artificial selection with many linked loci. Mathematical Topics in Population Genetics, ed. K. Kojima. Springer, Berlin, pp.: 246-278.
- ROBERTSON, A., 1971.- Optimum utilisation of genetic material, with special reference to cross-breeding in relation to other methods of genetic improvement. Introductory report. X^e Congrès International de Zootechnie, Rapports: 57-68.
- ROBERTSON, A., 1976.- Why do we crossbreed? Cross breeding experiments and strategy of beef production. The Commission of the European Communities. Luxembourg.

- ROBERTSON, A. y LERNER, I.M., 1949.- The heritability of all-or-none traits: viability of poultry. *Genetics*, 34: 395-411.
- ROBERTSON, A.; O'CONNER, L.K. y EDWARDS, J., 1960.- Progeny testing dairy bulls at different management levels. *Animal Production*, 2: 141-152.
- RÖNNINGEN, K., 1974.- Monte Carlo simulation of statistical-biological models which are interest in animal breeding. *Acta Agriculturae Scandinavica*, 24: 135-142.
- RÖNNINGEN, K., 1976.- The estimation of genetic parameters for all-or-none traits. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol*, 93: 226-236.
- RUANO, R.G., OROZCO, F. y LOPEZ-FANJUL, C., 1975.- The effect of different selection intensities on selection response in egg-laying of *Tribolium castaneum*. *Genetical Research*, 25: 17-27.
- SANCHEZ VELLISCO, C., 1976.- Consideraciones respecto al fenómeno de la heterosis en el ganado vacuno de carne. *Avances en Alimentación y Mejora Animal*, 17: 407-410.
- SCHAEFFER, L.R., VAN VLECK, L.D. y VELASCO, J.A., 1970.- The use of order statistics with selected records. *Biometrics*, 26: 851-859
- SELANDER, R.K.; SMITH, M.H.; YANG, S.Y.; JOHNSON, W.E. y GENTRY, J.B., 1971.- Biochemical polymorphisms and systematics in the genus Peromyscus. University of Texas Publication n° 7103, pp. 49-90.
- SELANDER, R.K.; YANG, S.Y. y HUNT, W.G., 1969a.- XVI Polymorphisms in esterases and hemoglobin in wild populations of the house mouse (Mus musculus). *Studies in Genetics*, University of Texas Publication 6918: 271-338.
- SELANDER, R.K. y YANG, S.Y., 1969b.- Protein polymorphism and genic heterozygosity in a wild population of the house mouse (Mus musculus). *Genetics* 63: 653-667.

- SELLIER, P., 1970.- Hétérosis et croisement chez le porc.- Annales de Génétique et de Sélection animale, 2: 145-207.
- SINGH, R., LEWONTIN, R.C. y FELTON, A., 1976.- Genetic heterogeneity within electrophoretic "alleles" of xanthine dehydrogenase in Drosophila pseudoobscura. Genetics, 84: 609-629.
- SINNOCK, P., 1975.- The Wahlund effect for the two-locus model. The American Naturalist, 109: 565-570.
- SKJERVOLD, H., 1975.- The beefalo-a-cross between cattle and bison. Buskap og Ardratt, 27: 202-203.
- SMITH, D.; LANGLEY, C.H. y JOHNSON, F.M., 1978.- Variance of allozyme frequency data from eastern populations of Drosophila melanogaster. Genetics, 88: 121-137.
- SNEDECOR, G.W. y COCHRAN, W.G., 1956.- Statistical methods. Iowa State University Press, Ames.
- SOKAL, R.R. y ROHLF, F.J., 1969.- Biometry. W.H. Freeman and Company, San Francisco, USA.
- SOLIMAN, M.H. y LINTS, F.A., 1975.- Longevity, growth rate and related traits among strains of Tribolium castaneum. Gerontologia, 21: 102-116.
- TAYLOR, C.S., 1976.- Multibred designs. 2. Genetic variation within and between breeds. Animal Production, 23: 145-154.
- TIMON, V.H., 1974.- The evaluation of sheep breeds and breeding strategies. Proc. Symp. on breed evaluation and crossing experiments with farm animals (ed. D. Minkema, Inst. Anim. Hyb. Zeist. Holland).
- TIMON, V.M., 1975.- Assesment of British and European sheep breeds as a basis for the development of new "synthetic" lines. Apphed Genetics & British Agriculture (Proc. IX Agricultural Club Conf.) Reading University, 37-42.

- VALLEJO, M.; ZARAZAGA, I.; MONGE, E.; SAN PRIMITIVO, F; LAMUELA, J.M. y LASIERRA, J.M., 1976.- Polimorfismos bioquímicos (Ke, Hb, Al, Y, Tf) en ganado Karakul. Zootecnia, 25: 469-478.
- VAN VLECK, L.D., 1972.- Estimation of heritability of threshold characters. Journal of Dairy Science, 55: 218-225.
- VOINALOVICH, S.A., 1973.- Some characters of crossbred Landrace and Large White pigs. Zhivotnovdstro, 10: 65-66.
- WAHLUND, S., 1928.- Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen von standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. Hereditas, 11: 65-106.
- WEBB, A.J., 1976.- Development of a Synthetic pig sire line by selection with immigration. Animal Production, 22: 245-254.
- WEBB, A.J. y KING, J.W.B., 1976.- Development of a synthetic pig sire line by selection with inmigration. 1. Results of selection and heritability estimates. Animal Production, 22: 231-244.
- WELCH, B.L., 1951.- On the comparison of several means values: an alternative approach. Biometrika, 38: 330-336.
- WELHAM, M., 1976.- Crossbreeding sheep for milk and meat in a Mediterranean environment. World Animal Review, nº 19: 24-27.
- WILSON, S.P.; KYLE, W.H. y BELL, A.E., 1965.- The effect of mating systems and selection on pupa weight in Tribolium. Genetical Research, 6: 341-351.
- WRIGHT, S., 1951.- The genetic structure of populations. Annals of Eugenics, 15: 323-354.

A P E N D I C E

TABLA 1A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

MEDIAS

Generaciones	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	Promedio
0	8,38	11,79	9,24	7,79	10,89	10,03	8,76	9,26	9,52
1	7,31	9,77	8,47	7,13	12,90	14,00	13,57	10,47	10,45
2	8,30	14,87	15,50	16,43	5,87	9,97	10,40	7,72	11,13
3	12,52	18,00	13,40	11,90	10,33	11,00	18,15	9,92	13,15
4	17,40	19,04	17,63	17,79	20,52	28,00	27,15	18,07	20,70
5	25,80	48,53	31,96	52,33	26,61	43,93	35,87	19,56	35,57
6	29,61	41,44	51,26	44,72	37,08	31,20	41,45	13,09	36,23
7	25,70	29,60	32,17	36,13	34,45	42,85	57,69	23,67	35,28
8	31,97	41,11	35,48	46,73	43,52	51,64	48,48	28,39	40,91
9	25,04	36,35	57,03	44,72	50,73	51,65	49,77	25,59	42,61
10	24,60	46,20	53,68	50,73	51,11	51,07	51,79	25,15	44,29
11	32,06	50,52	54,77	51,61	49,79	71,93	46,55	27,57	48,10

Generaciones	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	Promedio
0	4,76	7,54	5,10	6,70	6,70	5,79	7,63	5,64	6,23
1	4,20	2,90	5,63	5,40	5,27	7,23	7,83	4,53	5,37
2	7,59	7,90	8,27	12,57	3,29	7,43	6,04	5,40	7,31
3	6,48	7,04	7,23	11,54	6,53	5,15	5,67	2,87	6,56
4	11,46	13,93	11,50	14,43	15,64	18,61	16,52	12,77	14,36
5	25,15	17,54	29,41	48,92	27,21	24,95	39,68	27,77	30,08
6	45,09	20,70	25,20	57,05	27,97	34,07	41,78	19,38	33,91
7	38,33	17,76	29,20	33,44	25,80	35,79	40,71	16,77	29,73
8	29,74	18,61	24,28	40,21	40,32	28,21	40,70	15,05	29,64
9	36,10	18,78	31,04	44,96	32,85	31,61	42,45	22,29	32,51
10	45,08	27,58	35,95	49,93	33,08	25,53	48,46	26,05	36,46
11	43,65	31,88	36,00	48,90	39,17	36,70	50,79	39,17	40,78

TABLA 2A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

MEDIAS

Generaciones	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
0	8,73	8,39	8,36	9,41	7,53	6,29	6,63	8,17
1	10,08	9,88	12,88	13,13	8,04	9,53	8,70	5,63
2	9,57	10,80	12,00	14,52	9,45	8,20	9,30	6,04
3	9,33	10,25	19,40	16,96	9,23	8,37	9,28	6,60
4	13,72	13,58	14,83	35,05	14,72	16,96	16,55	12,37
5	37,77	32,26	37,47	46,27	22,84	33,57	29,33	34,29
6	38,77	42,42	40,52	66,55	23,77	27,15	22,44	31,83
7	29,17	35,08	30,03	41,92	18,91	36,12	20,38	29,28
8	28,65	32,11	32,20	50,80	20,20	28,27	24,80	30,96
9	38,40	38,50	35,84	48,48	23,87	40,60	31,96	32,00
10	40,80	38,70	40,41	46,25	18,09	42,80	44,90	38,62
11	25,46	41,31	48,00	59,33	41,21	63,80	41,62	49,84

Generaciones	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	Promedio
0	9,03	8,83	7,57	6,17	9,24	10,13	9,15	7,79	8,21
1	7,79	8,20	7,03	6,77	10,87	10,83	12,20	10,20	9,49
2	9,73	13,10	9,04	7,13	6,68	10,97	5,64	8,37	9,41
3	13,30	10,90	10,10	10,00	9,29	9,92	7,84	10,28	10,69
4	15,87	16,87	18,70	13,19	14,57	20,73	15,21	19,10	17,00
5	31,38	35,67	32,69	35,20	36,88	35,54	27,67	41,33	34,39
6	32,35	42,97	47,81	35,61	35,16	30,73	35,79	30,83	36,54
7	26,40	34,93	31,61	32,63	24,93	39,50	37,87	30,81	31,22
8	27,00	27,00	35,71	22,93	32,52	38,83	34,93	40,93	31,74
9	30,59	34,40	31,00	19,90	34,65	37,97	38,50	38,76	34,71
10	36,55	33,87	38,04	16,44	33,60	50,74	9,50	49,23	36,16
11	53,69	39,23	40,92	27,88	44,39	52,11	52,50	50,43	45,73

TABLA 3A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

VARIANZAS

Generaciones	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	Promedio
0	39,13	102,25	84,90	27,29	84,54	125,75	84,98	62,05	76,36
1	34,08	96,25	48,60	44,12	73,89	114,76	96,87	53,12	70,21
2	48,54	92,19	115,57	109,91	56,40	57,90	77,17	49,54	75,90
3	70,40	90,76	54,46	64,37	57,26	69,38	116,13	31,91	69,33
4	87,14	87,21	103,90	94,60	116,76	165,19	144,38	84,20	110,42
5	236,44	427,57	286,62	433,54	420,49	430,99	293,84	275,53	350,63
6	429,61	380,85	531,09	322,63	511,33	428,50	600,47	52,89	407,17
7	256,08	280,80	311,22	442,33	382,68	360,44	901,43	136,95	383,99
8	243,69	393,56	545,93	682,34	464,59	542,32	496,26	321,43	461,27
9	236,73	249,76	355,76	602,42	530,97	436,13	601,84	182,26	399,48
10	379,42	274,50	699,78	461,72	364,77	306,21	523,04	121,71	391,39
11	175,31	178,64	317,36	773,95	549,22	208,35	621,42	212,67	379,61

Generaciones	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	Promedio
0	34,48	26,55	18,58	28,49	28,98	16,88	38,01	14,68	25,83
1	11,54	11,40	32,65	26,04	28,20	36,32	49,11	21,22	27,06
2	30,61	55,40	31,44	53,15	12,91	29,37	20,54	24,50	32,24
3	19,95	35,46	36,81	61,04	35,71	24,05	31,06	16,33	32,55
4	25,22	55,18	43,84	102,33	54,82	91,25	74,62	74,39	65,21
5	125,82	132,36	246,18	458,47	335,04	217,95	682,06	438,74	329,58
6	496,19	143,12	125,64	179,31	259,48	410,07	416,45	142,25	271,56
7	491,46	155,52	285,46	275,01	202,92	404,73	205,69	158,12	272,36
8	359,84	106,69	276,96	150,73	125,34	291,04	303,87	74,85	211,17
9	309,20	116,49	103,04	295,22	221,18	271,53	250,61	192,51	219,97
10	586,08	210,95	339,65	260,07	121,33	201,04	253,04	125,73	262,24
11	300,60	380,35	146,00	297,29	170,97	125,48	130,31	597,72	268,59

TABLA 4A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

VARIANZAS

Generaciones	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
0	41,41	56,69	45,42	57,47	32,53	31,99	19,62	48,36
1	66,24	32,69	57,78	181,50	47,21	33,91	49,00	48,31
2	47,36	88,44	74,07	85,18	91,31	42,42	43,74	25,62
3	50,92	54,20	148,67	174,65	45,70	51,48	64,38	22,08
4	35,13	82,08	83,39	284,65	128,30	79,00	96,61	54,63
5	380,74	252,12	410,67	663,17	325,25	614,46	477,10	329,34
6	625,23	266,45	540,59	870,73	290,69	163,08	164,51	263,79
7	250,01	324,66	191,11	368,83	173,49	364,19	194,96	185,04
8	185,82	304,91	250,03	264,75	151,12	298,60	304,00	254,33
9	316,42	193,71	338,43	428,72	316,38	297,56	364,17	155,93
10	451,70	196,68	431,39	264,73	148,29	360,50	437,99	253,64
11	490,44	234,24	375,14	509,54	295,60	324,03	159,18	428,39

Generaciones	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	Promedio
0	58,40	41,58	36,19	35,22	55,62	56,81	59,59	53,88	45,67
1	22,26	55,68	40,93	39,36	30,53	34,83	67,08	36,99	52,77
2	27,44	71,95	30,12	39,57	33,23	39,76	19,24	45,00	50,28
3	30,29	70,92	23,82	55,24	41,31	23,82	22,22	48,13	57,99
4	77,59	116,88	96,42	45,76	75,36	80,34	95,39	54,51	92,88
5	341,39	394,37	187,86	259,33	430,69	301,70	537,15	331,13	389,78
6	196,03	290,59	350,43	277,77	269,47	361,58	219,24	156,63	331,68
7	255,35	280,90	374,32	211,21	168,50	274,95	438,29	293,12	271,81
8	282,21	263,31	228,99	156,00	282,81	207,04	348,06	379,28	260,08
9	283,61	183,21	156,00	185,19	275,38	266,24	505,50	311,40	286,12
10	306,79	210,39	464,52	133,59	220,46	145,47	144,33	300,82	279,46
11	411,08	294,12	398,24	209,86	639,66	368,46	1019,83	457,86	413,48

TABLA 5A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

COEFICIENTES DE VARIACION

Generaciones	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	Promedio
0	74,60	85,80	99,71	67,09	84,41	117,75	105,25	85,07	89,96
1	79,85	100,45	82,34	93,13	66,63	76,52	72,55	69,64	80,14
2	83,94	64,58	69,36	63,80	128,00	76,34	84,47	91,17	82,71
3	67,03	52,93	55,07	67,42	73,23	75,72	59,37	56,94	63,46
4	53,65	49,05	57,80	54,66	52,66	45,90	44,25	50,79	51,10
5	59,60	42,60	52,97	39,79	77,06	47,26	47,78	84,88	56,49
6	69,99	47,09	44,95	40,16	60,98	66,35	59,12	55,55	55,52
7	62,27	56,61	54,83	58,20	56,79	44,30	52,05	49,45	54,31
8	48,83	48,26	65,85	55,89	49,53	45,10	45,95	73,50	54,11
9	61,45	43,48	33,07	54,88	45,42	40,43	49,29	52,76	47,60
10	79,18	35,86	49,28	42,35	37,37	34,27	44,16	43,87	45,79
11	41,30	26,46	32,53	53,91	47,07	20,07	53,55	52,90	40,97

Generaciones	L1	L2	L3	L3	L5	L6	L7	L8	Promedio
0	123,39	68,38	84,51	79,67	80,34	70,93	80,81	67,90	81,99
1	80,90	116,44	101,43	94,50	100,83	83,32	89,46	101,62	96,06
2	72,93	94,22	67,83	58,01	109,16	72,95	75,03	91,66	80,22
3	68,91	84,58	83,87	67,69	91,46	95,27	98,35	140,95	91,39
4	43,82	53,33	57,58	70,11	47,34	51,33	52,30	67,56	55,42
5	44,60	65,57	53,34	43,77	67,27	59,16	65,82	75,43	59,37
6	49,40	57,79	44,48	23,47	57,60	59,44	48,84	61,54	50,32
7	57,53	70,22	57,86	49,59	55,21	56,21	35,23	74,99	57,11
8	63,79	55,51	68,54	30,53	27,76	60,48	42,83	57,49	50,87
9	48,17	57,48	32,70	38,21	45,28	52,12	37,29	62,26	46,69
10	53,70	52,65	51,26	32,30	33,30	55,55	32,83	43,04	44,33
11	39,72	61,16	33,56	35,26	33,38	30,52	22,47	62,41	39,81

TABLA 6A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

COEFICIENTES DE VARIACION

Generaciones	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
0	74,54	89,71	80,64	80,53	75,71	89,98	66,77	85,09
1	80,74	57,87	59,01	102,58	85,46	61,08	77,78	123,38
2	71,93	87,08	71,72	63,56	101,12	79,42	71,11	83,81
3	76,45	71,82	62,85	77,91	73,22	85,76	86,46	71,20
4	43,20	66,70	61,56	48,14	76,91	52,39	59,37	59,75
5	51,67	49,22	54,09	55,66	78,95	73,84	74,46	41,91
6	64,49	38,48	57,38	44,34	71,73	47,04	57,16	51,03
7	54,21	51,36	46,03	45,81	69,66	52,83	68,51	46,46
8	47,58	54,37	49,11	32,03	60,86	61,13	70,30	51,50
9	46,32	36,15	52,49	42,71	74,50	42,49	47,81	39,02
10	52,09	36,24	51,39	35,18	67,31	44,36	46,61	41,23
11	86,98	35,64	40,35	38,04	41,72	28,21	30,31	41,53

Generaciones	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	Promedio
0	82,15	73,04	79,50	96,15	80,70	74,38	84,38	94,19	81,72
1	60,55	91,00	90,96	92,71	50,85	54,48	67,13	59,63	75,95
2	53,82	64,73	60,71	88,18	83,22	57,49	77,77	80,18	74,74
3	41,38	77,26	48,32	74,32	69,22	49,21	60,13	67,48	68,31
4	55,49	64,10	52,51	51,28	59,59	43,23	64,22	38,65	56,07
5	58,88	55,68	41,93	45,75	56,27	48,87	83,77	44,02	57,19
6	43,28	39,67	39,15	46,79	46,69	61,87	41,37	40,59	49,44
7	60,53	48,11	61,21	44,53	52,06	41,98	55,27	55,57	53,38
8	62,22	60,10	42,37	54,46	51,71	37,05	53,40	47,58	52,24
9	55,06	39,35	40,29	68,37	47,88	42,98	58,40	45,53	48,71
10	47,92	42,83	56,65	70,30	44,19	23,77	126,46	35,23	51,36
11	37,76	43,71	48,77	51,96	56,98	36,83	60,83	42,89	45,16

TABLA 7A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION.

DIFERENCIALES DE SELECCION (OBSERVADOS)

Generaciones	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	Promedio
0	8,78	15,29	14,40	7,38	12,94	16,63	15,44	11,91	12,84
1	8,52	15,57	10,87	10,53	12,77	15,67	12,43	5,53	11,49
2	8,70	12,97	16,83	13,90	12,97	11,87	12,27	9,78	12,41
3	12,15	12,17	11,60	11,60	11,50	12,67	12,18	5,75	11,20
4	12,60	13,13	15,53	14,37	16,15	16,33	16,18	11,43	14,46
5	25,53	25,63	19,59	27,87	23,22	16,74	5,96	36,61	22,64
6	26,05	23,72	26,74	22,95	31,59	26,30	31,88	5,24	24,30
7	24,80	25,73	24,83	31,37	28,55	24,15	29,31	11,83	25,07
8	19,87	25,22	29,52	32,77	27,98	31,86	25,69	23,11	27,00
9	19,80	21,82	25,97	28,28	22,61	24,02	34,40	15,08	24,00
10	27,90	17,63	25,15	26,77	27,39	16,43	28,37	13,35	22,87

Generaciones	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	Promedio
0	9,24	8,13	7,07	8,97	9,13	6,21	10,23	5,73	8,09
1	4,97	5,60	9,20	8,10	7,90	9,27	10,83	7,80	7,96
2	7,75	10,43	8,40	10,10	4,04	7,57	5,63	6,93	7,61
3	6,35	8,13	9,60	10,29	9,97	6,85	9,17	5,63	8,25
4	6,54	9,57	7,50	15,57	9,19	12,56	12,82	15,07	11,10
5	14,68	14,45	23,75	26,08	21,62	17,88	34,82	30,23	22,94
6	27,90	7,63	12,80	14,28	21,87	17,10	21,55	14,79	17,24
7	28,67	13,07	15,80	20,39	16,70	22,54	17,95	18,23	19,17
8	25,09	14,06	20,22	17,56	16,18	22,46	23,63	10,45	18,71
9	27,23	15,55	14,63	21,20	19,15	19,55	19,72	16,46	19,19
10	19,42	18,75	22,88	15,23	12,42	16,14	15,71	13,12	16,71

TABLA 8A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION.

DIFERENCIALES DE SELECCION (OBSERVADOS)

Generaciones	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
0	9,47	11,61	9,48	12,40	9,13	8,43	7,03	11,77
1	11,25	7,45	9,95	22,00	9,46	8,97	8,97	10,20
2	9,77	10,37	13,33	11,81	12,72	8,97	9,70	6,79
3	10,50	8,42	13,77	19,87	10,27	11,30	11,22	3,73
4	6,61	10,92	13,17	18,12	14,06	10,70	10,11	10,30
5	28,40	22,07	26,53	33,23	21,16	33,59	20,33	20,55
6	32,73	12,08	32,48	17,28	14,06	15,52	15,73	25,01
7	19,00	23,75	19,13	22,91	10,26	26,05	19,79	14,72
8	14,18	19,88	20,97	21,87	13,97	23,90	23,03	24,04
9	21,43	19,83	22,12	23,35	23,87	22,07	22,92	17,83
10	0,00	7,63	25,25	15,08	8,24	22,03	20,77	20,04

Generaciones	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	Promedio
0	10,14	9,13	9,27	9,66	11,92	11,53	12,02	12,13	10,32
1	5,71	11,97	11,13	9,40	7,47	9,33	11,30	8,63	10,20
2	6,27	6,40	7,13	9,70	8,24	9,53	6,36	10,13	9,20
3	7,53	12,43	6,73	11,33	7,88	6,08	5,66	9,39	9,76
4	10,12	14,47	14,63	8,64	13,10	12,60	12,62	9,23	11,84
5	25,29	26,67	20,64	19,63	25,62	23,63	15,50	22,83	24,10
6	13,98	21,70	17,69	21,38	16,51	27,77	20,54	16,50	20,06
7	25,43	18,50	24,23	8,37	11,40	20,83	26,46	23,19	19,63
8	25,00	21,83	16,27	15,90	19,31	15,83	34,93	25,73	21,04
9	25,25	17,77	12,50	16,26	20,18	24,53	28,17	18,41	21,03
10	19,12	19,96	24,29	17,23	16,07	13,43	0,00	16,37	15,34

TABLA 9A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION.

DIFERENCIALES DE SELECCION (PONDERADOS)

Generaciones	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	Promedio
0	8,72	14,88	14,09	7,38	12,94	16,63	14,24	13,07	12,74
1	6,44	15,57	10,87	10,53	12,77	15,67	11,43	4,93	11,03
2	8,56	12,97	16,83	13,90	12,97	11,87	9,85	9,88	12,10
3	12,15	11,40	11,60	11,17	11,53	12,79	13,16	5,75	11,19
4	12,60	13,13	15,57	14,37	15,31	15,64	16,60	12,27	14,44
5	24,97	26,08	20,04	27,87	25,19	19,87	3,87	0,44	18,54
6	26,05	23,72	27,49	22,95	31,20	26,91	34,49	6,51	24,91
7	24,80	26,33	26,43	31,37	30,35	27,15	28,98	11,44	25,86
8	19,62	26,50	29,52	32,99	24,80	31,36	25,69	27,84	27,29
9	20,56	23,45	28,12	28,28	22,95	25,35	33,11	13,91	24,47
10	24,63	17,47	25,15	23,80	28,73	16,35	26,96	13,35	22,05

Generaciones	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	Promedio
0	9,24	7,63	7,01	8,97	9,13	6,21	9,70	5,36	7,91
1	4,97	5,60	9,20	8,10	8,44	9,66	10,77	7,67	8,05
2	7,23	10,78	8,40	9,52	4,42	7,79	5,63	6,93	7,59
3	6,64	7,96	9,60	9,71	10,47	5,59	9,23	5,60	8,10
4	6,10	10,12	7,60	16,03	10,75	10,94	12,96	15,50	11,25
5	15,80	9,85	27,84	29,33	21,62	21,04	36,10	30,33	23,99
6	26,50	8,50	14,47	14,75	23,63	12,51	21,93	14,78	17,13
7	29,58	13,20	17,60	18,40	16,45	24,33	17,95	15,85	19,17
8	25,09	14,13	18,72	13,57	17,49	22,87	23,64	10,84	18,29
9	20,57	15,14	15,25	19,37	18,87	21,33	22,05	16,46	18,63
10	23,52	19,34	23,92	12,64	12,42	17,97	15,88	13,29	17,37

TABLA 10A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION.

DIFERENCIALES DE SELECCION (PONDERADOS)

Generaciones	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
0	8,37	12,41	7,44	12,09	8,47	8,21	7,09	11,49
1	11,25	7,45	9,95	22,47	12,71	9,27	8,67	11,77
2	9,77	7,20	13,25	11,41	12,72	8,97	9,30	7,56
3	10,47	9,04	13,77	21,47	10,27	11,49	10,94	3,66
4	6,61	10,30	13,17	18,12	15,27	10,04	13,78	11,06
5	28,64	17,07	27,53	31,51	18,46	31,43	22,27	20,27
6	32,73	12,58	32,72	35,84	8,78	17,05	15,83	18,34
7	20,58	23,88	19,13	22,68	12,44	23,76	19,62	14,79
8	16,55	19,88	20,71	22,55	14,26	22,90	25,07	24,04
9	21,20	21,60	22,33	26,46	22,49	22,00	20,93	19,29
10	4,35	6,33	25,38	16,00	8,56	23,80	15,72	21,41

Generaciones	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	Promedio
0	8,74	8,84	9,27	9,66	11,92	11,53	12,65	11,87	10,00
1	5,71	12,01	9,97	9,40	7,39	9,33	8,80	8,63	10,29
2	6,27	6,40	7,13	9,70	8,55	10,03	5,16	10,23	8,97
3	7,91	12,43	6,73	11,11	7,88	6,08	5,33	9,39	9,87
4	10,12	14,47	14,58	9,61	14,43	12,04	11,96	8,55	12,13
5	19,62	26,67	21,12	20,53	24,72	23,63	16,16	22,83	23,28
6	13,98	21,70	18,01	21,38	14,17	27,77	20,21	17,17	20,51
7	25,43	19,09	21,75	8,37	9,81	20,83	26,46	23,29	19,49
8	24,90	21,83	59,52	16,49	19,13	15,83	21,66	25,59	23,18
9	22,91	16,16	13,54	16,29	22,24	23,16	19,50	19,66	20,61
10	18,93	19,96	22,95	16,76	15,40	13,59	6,00	15,72	16,67

TABLA 11A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION.

DIFERENCIALES DE SELECCION (ESPERADOS)

Generaciones	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	Promedio
0	7,95	13,29	12,29	6,86	12,08	14,96	12,30	12,78	11,56
1	8,95	13,28	9,44	8,99	11,64	14,50	14,23	7,52	11,07
2	7,73	13,00	14,56	14,20	10,17	10,30	12,78	9,47	11,53
3	11,19	13,78	9,99	10,86	10,25	11,28	11,96	7,05	10,80
4	12,64	11,65	14,74	13,87	15,42	19,47	19,27	15,36	15,30
5	20,82	32,05	24,48	23,58	23,58	20,47	12,42	16,53	21,74
6	26,34	20,34	28,76	22,42	28,22	25,83	29,75	6,98	23,58
7	21,67	22,69	23,89	28,48	27,92	26,35	32,28	10,72	24,25
8	21,14	25,65	31,64	35,37	28,99	33,88	25,42	27,16	28,66
9	21,36	21,60	29,24	32,74	19,69	30,68	35,47	15,04	25,73
10	28,34	20,68	28,49	29,09	15,56	25,71	32,77	16,21	24,36

Generaciones	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	Promedio
0	7,83	6,77	5,84	7,23	7,29	5,48	7,97	5,03	6,68
1	4,60	4,57	7,74	6,91	7,68	8,16	10,13	6,66	7,06
2	7,38	10,08	7,59	10,54	4,40	7,12	5,66	6,18	7,37
3	5,78	7,43	8,21	9,56	8,64	6,81	7,55	5,47	7,43
4	6,15	10,46	8,97	13,29	9,24	12,39	11,52	11,68	10,46
5	15,57	15,93	24,05	29,27	22,40	22,43	35,13	28,63	24,18
6	25,42	8,84	16,47	16,26	23,29	20,90	24,45	13,61	18,66
7	30,77	15,56	17,44	22,30	17,78	23,80	18,85	18,18	20,59
8	22,73	13,57	22,38	13,22	14,71	20,88	23,60	9,87	17,62
9	25,43	13,96	13,65	24,19	18,90	24,32	22,59	21,02	20,51
10	21,23	17,78	22,93	14,77	13,48	18,46	19,47	12,45	17,57

TABLA 12A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION.

DIFERENCIALES DE SELECCION (ESPERADOS)

Generaciones	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
0	9,40	10,60	9,49	10,11	8,25	7,43	6,00	9,28
1	10,16	7,14	9,49	19,48	10,00	8,42	9,34	10,05
2	9,32	14,58	13,34	11,52	10,61	8,13	9,56	6,81
3	10,32	8,94	13,53	16,44	9,78	9,71	11,67	5,86
4	6,96	11,09	12,36	19,25	15,39	12,51	13,88	12,00
5	28,22	23,75	29,30	39,92	25,99	33,69	22,54	15,71
6	29,26	14,32	29,02	33,93	18,26	15,50	16,00	23,18
7	24,51	22,49	18,44	25,80	8,92	23,82	19,92	14,17
8	16,55	22,19	21,41	20,31	14,92	21,96	23,45	20,96
9	31,04	21,57	21,52	26,86	27,80	24,94	25,23	16,91
10	11,75	6,41	27,71	15,65	8,24	27,63	27,88	19,49

Generaciones	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	Promedio
0	10,91	8,60	8,15	7,92	9,95	10,21	10,71	9,79	9,18
1	5,77	10,10	9,25	8,49	7,48	7,99	11,02	8,23	9,53
2	7,09	11,32	6,85	8,52	8,00	9,12	5,90	9,70	9,40
3	7,96	11,40	6,61	10,06	7,31	5,97	6,34	8,66	9,41
4	10,78	14,64	13,30	9,25	12,55	12,14	14,00	10,68	12,55
5	28,32	26,89	21,01	20,10	27,91	22,08	17,34	20,76	25,22
6	15,54	23,08	18,01	21,18	26,00	25,75	19,75	16,93	21,61
7	21,64	22,69	31,75	19,58	13,40	22,45	25,62	21,76	21,06
8	22,75	20,98	19,23	18,06	20,15	19,48	26,98	25,98	20,96
9	25,82	19,57	12,89	16,93	23,68	23,59	42,94	23,54	24,05
10	19,44	17,38	27,39	15,55	19,78	15,64	7,97	23,71	18,23

TABLA 13A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

VARIANZA FAMILIAR (1)

Generaciones	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	Promedio
1	-	-	1,70	2,59	13,63	41,67	9,21	-	8,60
2	-	-	64,90	52,58	2,41	0,05	34,21	0,10	19,28
3	-	13,47	18,16	8,91	8,74	10,72	-	-	7,50
4	8,94	-	7,86	14,82	39,10	1,43	-	0,93	9,13
5	1,98	213,61	60,77	47,49	-	-	-	186,25	63,76
6	-	116,38	152,59	31,06	174,42	62,99	-	59,94	74,67
7	-	59,55	100,09	286,24	38,88	-	112,74	10,84	76,04
8	-	64,67	127,23	77,92	32,56	382,06	-	88,39	96,60
9	56,59	-	193,55	-	352,69	143,62	-	52,61	99,88
10	234,26	-	250,85	1,78	205,16	-	-	-	87,63
11	-	71,89	160,92	50,36	293,98	-	151,26	6,32	91,84

Generaciones	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	Promedio
1	1,95	1,20	8,45	8,34	8,90	-	3,97	0,64	4,18
2	8,96	0,62	5,70	5,37	3,77	0,83	-	3,74	3,62
3	4,19	8,59	3,83	14,36	1,20	7,52	9,48	-	6,15
4	3,42	-	7,46	2,55	13,32	34,82	38,91	16,15	14,58
5	-	16,31	25,54	-	126,24	2,26	101,11	21,25	36,60
6	270,95	76,42	51,89	-	16,41	287,19	143,72	-	105,82
7	132,43	27,24	4,56	28,30	12,81	98,37	48,14	33,97	48,22
8	105,89	21,03	48,41	-	33,45	-	-	11,76	27,57
9	82,39	65,02	12,84	-	13,11	69,78	21,91	18,83	35,48
10	45,10	-	5,80	105,07	-	17,45	0,60	26,17	25,05
11	10,68	126,01	6,91	154,27	32,99	50,71	22,62	181,88	73,26

(1) Los valores que faltan corresponden a estimaciones negativas de la varianza.

TABLA 14A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

VARIANZA FAMILIAR (1)

Generaciones	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
1	16,25	5,22	-	79,90	0,25	-	4,15	4,11
2	11,05	35,45	21,38	2,61	98,82	-	7,73	-
3	8,06	5,38	13,17	-	8,91	-	13,03	4,90
4	-	10,56	34,82	59,70	12,95	-	20,39	-
5	-	-	39,87	253,46	78,09	251,63	71,11	161,15
6	234,86	-	218,58	46,10	68,49	-	26,36	47,44
7	35,79	40,08	0,78	8,26	-	118,22	24,33	56,51
8	79,63	48,86	34,39	-	0,19	-	105,58	17,80
9	146,66	20,73	63,32	-	-	-	166,46	-
10	-	108,70	-	-	-	-	258,15	4,31
11	-	104,58	170,34	132,21	70,14	-	58,11	-

Generaciones	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	Promedio
1	-	-	-	8,19	2,76	5,28	48,26	11,07	11,59
2	5,91	41,30	12,22	10,81	13,39	1,03	2,76	11,48	17,25
3	0,35	19,67	4,74	10,91	-	5,62	0,34	15,06	6,88
4	-	43,40	43,30	6,80	1,05	-	21,49	13,95	16,78
5	-	170,31	15,31	-	-	-	-	-	65,06
6	31,77	47,66	48,13	8,99	26,15	15,43	-	-	51,25
7	-	132,13	241,87	-	-	-	-	-	41,12
8	-	-	171,29	-	82,02	-	-	133,03	42,05
9	43,99	-	-	-	113,77	158,97	326,07	43,15	67,69
10	180,51	61,70	285,87	15,01	-	16,75	-	197,23	70,51
11	177,44	97,86	25,04	106,37	49,89	67,81	-	95,10	72,18

(1) Los valores que faltan corresponden a estimaciones negativas de la varianza

TABLA 15A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

VARIANZA RESIDUAL

Generaciones	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	Promedio
1	38,99	101,68	47,13	41,88	62,13	78,83	88,93	53,23	64,10
2	52,80	95,73	59,62	64,58	54,32	57,85	48,66	49,46	60,38
3	77,01	79,15	38,80	56,68	49,73	60,13	123,65	35,012	65,02
4	79,43	89,44	97,12	81,82	83,05	163,96	166,00	83,40	105,53
5	24,73	243,42	235,98	392,60	458,11	474,58	295,93	156,53	285,23
6	445,54	289,57	410,63	296,74	365,98	376,00	639,00	14,75	354,78
7	269,67	229,47	224,93	195,57	349,16	403,60	811,24	128,79	326,55
8	256,33	338,28	439,90	615,17	437,46	223,94	518,57	245,44	384,39
9	188,36	257,82	188,90	603,02	240,88	322,75	679,10	141,64	327,81
10	184,20	301,52	501,75	460,15	187,83	319,37	602,23	130,78	336,48
11	182,49	116,79	178,63	730,65	304,23	232,00	502,00	207,22	306,75

Generaciones	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	Promedio
1	9,87	10,37	25,37	18,85	20,53	38,08	45,68	20,67	23,68
2	22,88	54,87	26,53	48,52	9,76	28,65	22,74	21,38	29,42
3	16,37	28,13	33,50	49,07	34,67	17,62	22,88	18,00	27,53
4	22,33	62,63	37,42	100,14	43,72	62,35	41,07	60,47	53,77
5	133,85	118,94	224,16	529,94	227,10	216,07	594,77	420,76	308,20
6	270,40	87,08	84,67	215,12	245,33	204,93	297,15	160,42	195,64
7	377,52	132,80	282,20	251,42	192,24	323,62	164,30	128,83	231,62
8	271,95	88,61	236,62	165,02	96,57	302,84	311,47	65,32	192,3
9	238,17	60,91	92,34	296,99	210,08	212,48	231,72	176,32	189,88
10	550,55	257,51	334,95	177,01	136,19	187,27	252,55	105,07	250,14
11	291,70	272,17	140,24	168,00	142,53	85,45	110,81	440,92	206,48

TABLA 16A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

VARIANZA RESIDUAL

Generaciones	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
1	52,70	28,34	57,92	112,62	47,00	36,03	45,42	44,77
2	37,83	57,88	55,63	83,00	13,30	48,24	37,07	27,90
3	43,97	49,95	138,27	196,73	38,02	54,35	53,52	18,00
4	35,68	73,28	53,37	235,18	117,60	87,85	80,62	59,22
5	391,80	253,62	376,30	444,67	263,60	405,97	426,30	296,21
6	432,05	328,05	358,44	834,57	242,40	167,40	142,54	222,90
7	219,15	291,26	190,43	361,94	232,36	265,68	173,98	139,98
8	122,95	263,56	220,38	303,20	150,95	321,50	216,02	239,03
9	194,20	175,83	285,25	491,76	327,07	318,98	225,45	170,57
10	594,92	116,97	456,70	352,54	172,73	425,96	224,68	250,00
11	494,80	141,96	228,29	397,93	235,13	333,36	115,60	445,91

Generaciones	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	Promedio
1	23,43	58,32	41,85	32,30	28,15	30,28	26,86	27,45	43,34
2	22,35	36,35	19,94	30,25	21,67	38,87	16,94	35,10	36,39
3	29,98	53,97	19,73	45,83	48,40	19,14	21,98	35,58	54,21
4	79,68	79,47	59,10	39,94	74,45	89,09	77,48	42,48	80,28
5	360,61	247,55	174,67	273,72	435,40	312,76	623,58	334,72	351,34
6	170,95	249,50	314,33	270,16	247,68	348,28	237,09	172,52	341,04
7	269,40	167,00	166,36	211,67	174,23	309,05	471,23	300,74	246,53
8	286,40	276,80	106,64	179,58	214,73	245,53	380,07	264,60	237,00
9	245,68	201,12	175,37	213,92	177,30	129,20	234,48	274,21	240,02
10	164,27	159,18	229,39	121,08	248,27	131,57	144,33	133,94	245,41
11	258,11	209,75	377,38	121,22	600,53	313,06	1057,00	390,87	357,36

TABLA 17A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

VARIANZA FENOTIPICA

Generaciones	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	Promedio
1	38,99	101,68	48,84	44,48	75,77	120,51	98,14	53,23	72,70
2	52,80	95,73	124,52	117,16	56,73	57,90	82,87	49,56	79,66
3	77,01	92,62	56,96	65,60	58,47	70,86	123,65	35,02	72,52
4	88,38	89,44	104,98	96,64	122,15	165,38	166,00	84,33	114,66
5	236,71	457,03	296,75	440,09	458,11	474,58	295,93	324,78	373,00
6	445,54	405,95	563,22	327,80	540,40	439,00	639,00	74,69	429,45
7	269,67	289,01	325,02	481,81	388,05	403,60	923,98	139,64	402,60
8	256,33	402,96	567,13	693,09	470,02	606,00	518,57	333,83	480,99
9	244,95	257,82	382,45	603,02	593,57	466,37	679,10	194,25	427,69
10	418,45	301,52	752,59	461,96	392,99	319,37	606,23	1119,81	421,61
11	182,49	188,68	339,55	781,01	598,21	232,00	653,26	213,54	398,59

Generaciones	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L7	Promedio
1	11,81	11,57	33,82	27,19	29,43	38,08	49,66	21,31	27,86
2	31,84	55,49	32,23	53,89	13,54	29,48	22,74	25,12	33,04
3	20,56	36,72	37,33	63,44	35,87	25,15	32,36	18,00	33,68
4	25,75	62,63	44,87	102,68	57,04	97,17	79,98	76,62	68,34
5	133,85	135,25	249,70	529,94	353,34	218,33	695,88	442,02	344,79
6	541,35	163,50	136,57	215,12	261,74	492,12	440,88	160,42	301,46
7	509,95	160,06	286,76	279,72	205,05	421,99	212,44	162,80	279,85
8	377,83	109,64	285,03	165,02	130,03	302,84	311,47	77,09	219,87
9	320,56	125,93	105,18	296,99	223,19	282,26	253,64	195,15	225,37
10	595,65	257,51	340,75	282,08	136,19	204,71	253,14	131,15	275,15
11	302,37	298,18	147,15	322,27	175,52	136,16	133,43	622,81	279,74

TABLA 18A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION

VARIANZA FENOTIPICA

Generaciones	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
1	68,95	33,56	57,92	192,52	47,25	36,03	49,57	48,88
2	48,88	93,33	55,63	85,61	112,12	48,24	44,80	27,90
3	52,03	55,33	151,45	83,00	46,93	54,30	66,55	22,90
4	35,68	83,84	88,19	294,88	130,60	87,85	101,01	59,22
5	391,80	253,62	416,17	698,13	341,69	657,59	497,41	457,36
6	666,92	328,05	577,02	880,67	310,89	167,40	168,90	270,33
7	254,94	331,34	191,21	370,20	232,36	265,68	198,31	196,48
8	202,58	312,42	254,77	303,20	151,14	321,50	321,60	256,83
9	340,85	196,57	348,57	491,76	327,07	318,98	391,91	170,57
10	594,92	225,66	456,70	352,54	172,73	425,96	482,82	254,31
11	494,80	246,54	398,64	530,13	305,27	333,36	173,71	445,91

Generaciones	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	Promedio
1	23,43	58,32	41,85	40,49	30,91	35,56	75,13	38,52	54,93
2	28,26	77,65	32,16	41,06	35,06	39,90	19,70	35,10	51,59
3	30,33	73,63	24,47	56,75	48,40	24,75	22,28	50,64	53,98
4	79,68	122,86	102,40	46,75	75,50	89,08	98,97	56,43	97,06
5	360,61	417,86	189,98	273,72	435,40	312,76	623,58	334,72	416,4
6	202,72	297,16	362,46	279,15	273,83	363,71	237,10	172,52	347,43
7	269,40	299,12	408,23	211,67	174,23	309,05	471,23	300,74	280,26
8	286,40	276,80	277,93	179,58	296,75	245,53	380,07	397,63	279,04
9	289,68	201,12	175,37	213,92	291,83	288,17	560,55	317,35	307,77
10	344,79	220,88	515,26	136,09	248,27	148,32	144,33	331,17	315,92
11	435,55	307,61	402,42	227,59	650,42	380,87	990,10	485,97	425,55

TABLA 19 A

ESTIMACION DE LAS HEREDABILIDADES REALIZADAS Y DE LOS ERRORES INVOLUCRADOS.

A) POBLACION CONSEJO

	<u>C1</u>	<u>C2</u>	<u>C3</u>	<u>C4</u>	<u>C5</u>	<u>C6</u>	<u>C7</u>	<u>C8</u>
h^2	0,28	0,16	0,16	0,22	0,13	0,22	0,35	0,19
σ_d^2	1,17	1,20	0,99	1,13	0,78	1,77	2,56	0,86
σ_e^2	1,90	3,13	2,71	2,28	2,60	3,52	3,43	1,92
σ_c^2	2,26	0,54	3,35	9,67	26,97	42,08	12,60	11,14
U(b)	0,0055	0,0019	0,0034	0,0097	0,0186	0,0227	0,0113	0,0190
V(b)	0,0086	0,0033	0,0045	0,0118	0,0196	0,0246	0,0150	0,0216
U(b)/V(b)	0,64	0,58	0,76	0,82	0,95	0,92	0,75	0,88

B) POBLACION CORONADA

	<u>L1</u>	<u>L2</u>	<u>L3</u>	<u>L4</u>	<u>L5</u>	<u>L6</u>	<u>L7</u>	<u>L8</u>
h^2	0,22	0,21	0,11	0,24	0,25	0,28	0,17	0,18
σ_d^2	0,41	0,59	0,45	0,95	0,59	0,79	0,58	0,43
σ_e^2	0,81	1,22	1,64	1,77	1,07	1,25	1,44	1,02
σ_c^2	2,61	9,89	1,61	3,15	17,00	23,93	17,51	13,43
U(b)	0,0073	0,0171	0,0050	0,0061	0,0304	0,0433	0,0248	0,0333
V(b)	0,0091	0,0191	0,0066	0,0085	0,0323	0,0465	0,0264	0,0356
U(b)/V(b)	0,80	0,89	0,76	0,72	0,94	0,93	0,94	0,93

TABLA 20A

ESTIMACION DE LAS HEREDABILIDADES REALIZADAS Y DE LOS ERRORES INVOLUCRADOS

C) POBLACION SINTETICA (1)

	<u>S1</u>	<u>S2</u>	<u>S3</u>	<u>S4</u>	<u>S5</u>	<u>S6</u>	<u>S7</u>	<u>S8</u>
h^2	0,09	0,12	0,16	0,33	0,14	0,22	0,23	0,07
σ_d^2	0,36	0,63	1,00	3,61	0,69	0,80	0,87	0,24
σ_e^2	1,60	2,13	2,60	5,03	2,14	1,59	1,68	1,35
σ_c^2	0,76	-	7,72	23,57	0,83	6,55	2,73	7,31
U(b)	0,0023	0,0011	0,0081	0,0099	0,0023	0,0092	0,0054	0,0107
V(b)	0,0031	0,0028	0,0099	0,0127	0,0035	0,0111	0,0077	0,0114
U(b)/V(b)	0,74	0,39	0,82	0,78	0,66	0,83	0,70	0,94
	<u>S9</u>	<u>S10</u>	<u>S11</u>	<u>S12</u>	<u>S13</u>	<u>S14</u>	<u>S15</u>	<u>S16</u>
h^2	0,27	0,20	0,29	0,18	0,10	0,19	0,07	0,23
σ_d^2	0,82	1,11	0,98	0,59	0,38	0,72	0,29	0,82
σ_e^2	1,38	2,39	1,53	1,43	1,59	1,60	1,75	1,59
σ_c^2	1,80	1,24	9,10	-	6,45	15,59	16,07	9,34
U(b)	0,0065	0,0038	0,0152	0,0014	0,0105	0,0196	0,0282	0,0111
V(b)	0,0099	0,0062	0,0183	0,0026	0,0115	0,0214	0,0292	0,0129
U(b)/V(b)	0,66	0,61	0,83	0,54	0,91	0,92	0,97	0,86

(1) Los valores que faltan corresponden a estimaciones negativas de la varianza.

TABLA 21A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS.

MEDIAS

Generaciones	$C1^2_A$	$C2^2_B$	$C3^2_A$	$C4^2_B$	Promedio
12	37,00	33,84	53,37	48,59	43,20
13	37,73	66,40	48,10	44,84	49,27
14	47,27	63,86	59,56	54,41	56,28
15	59,53	70,40	72,07	61,92	65,98
16	60,04	62,51	90,67	82,33	73,89
17	60,41	80,24	76,26	74,67	72,90
18	61,58	68,26	79,43	72,25	70,38
19	59,89		80,15	68,10	69,38

Generaciones	$L1^2_A$	$L2^2_B$	$L3^2_A$	$L4^2_B$	Promedio
12	49,06	35,67	33,56	38,44	39,18
13	41,67	46,13	33,44	45,40	41,66
14	54,12	47,78	38,44	50,66	47,75
15	57,20	55,68	49,76	55,21	54,46
16	68,17	54,53	65,89	66,17	63,69
17	73,09	49,30	56,17	60,09	59,66
18	63,14	58,89	53,02	60,15	58,80
19	60,58		61,15	67,46	63,06

TABLA 22A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS.

MEDIAS

<u>Generaciones</u>	<u>$s1_{aA}^2$</u>	<u>$s2_B^2$</u>	<u>$s3_A^2$</u>	<u>$s4_B^2$</u>
12	38,76	45,89	28,83	38,29
13	38,56	63,45	34,72	41,06
14	36,76	66,90	38,00	49,91
15	43,38	69,28	53,59	55,20
16	52,04	74,23	62,38	64,64
17	46,82	72,65	72,50	67,04
18	56,57	64,64	77,63	70,11
19	56,33		69,37	65,25

<u>Generaciones</u>	<u>$s5_A^2$</u>	<u>$s6_B^2$</u>	<u>$s7_A^2$</u>	<u>$s8_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	38,58	23,00	43,00	36,29	36,58
13	39,10	30,47	39,00	44,50	41,36
14	39,18	33,24	38,35	41,55	42,99
15	48,30	43,80	49,56	61,58	53,09
16	61,98	36,54	63,97	67,51	60,41
17	61,46	47,00	60,82	61,16	61,18
18	67,97	42,26	66,67	48,69	61,82
19	54,80		70,08	47,07	60,48

TABLA 23A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS

VARIANZAS

<u>Generaciones</u>	<u>$C1_A^2$</u>	<u>$C2_B^2$</u>	<u>$C3_A^2$</u>	<u>$C4_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	295,61	411,55	548,80	715,36	492,83
13	245,95	577,47	543,50	689,56	514,12
14	249,57	715,12	558,48	702,11	556,32
15	317,30	695,15	661,55	760,74	608,69
16	253,96	707,20	428,96	716,32	526,61
17	392,54	526,69	714,09	637,80	567,78
18	368,33	574,69	568,56	666,07	544,41
19	308,99		289,34	572,92	390,42

<u>Generaciones</u>	<u>$L1_A^2$</u>	<u>$L2_B^2$</u>	<u>$L3_A^2$</u>	<u>$L4_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	261,16	355,74	234,34	258,29	277,38
13	315,38	377,85	373,27	387,96	338,62
14	384,11	192,89	267,10	454,57	324,67
15	173,14	266,21	325,22	416,94	295,38
16	327,85	574,27	376,40	212,59	372,78
17	101,69	509,76	165,09	599,63	344,04
18	483,14	337,65	376,82	567,25	441,22
19	462,08		296,38	266,56	341,67

TABLA 24A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS

VARIANZAS

<u>Generaciones</u>	<u>S1²_A</u>	<u>S2²_B</u>	<u>S3²_A</u>	<u>S4²_B</u>
12	289,73	588,14	316,55	393,43
13	537,16	533,27	432,64	249,54
14	477,45	223,24	533,07	467,93
15	341,15	385,50	550,12	225,45
16	416,90	522,78	698,63	564,85
17	972,90	534,56	663,54	626,52
18	563,42	257,93	1219,12	628,01
19	140,25		571,14	625,81

<u>Generaciones</u>	<u>S5²_A</u>	<u>S6²_B</u>	<u>S7²_A</u>	<u>S8²_B</u>	<u>Promedio</u>
12	229,18	202,96	338,85	404,13	354,12
13	286,99	346,59	350,79	429,01	395,75
14	383,71	281,52	505,23	485,44	419,70
15	512,63	548,57	374,42	375,32	414,15
16	462,96	328,58	488,82		
17	669,03	464,41	491,52	457,51	610,00
18	664,57	508,43	280,39	346,63	558,56
19	366,38		443,37	650,46	466,24

TABLA 25A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS DE
DOS VIAS

COEFICIENTES DE VARIACION

<u>Generaciones</u>	<u>C1²_A</u>	<u>C2²_B</u>	<u>C3²_A</u>	<u>C4²_B</u>	<u>Promedio</u>
12	46,47	59,95	43,89	55,05	51,34
13	41,56	36,19	48,47	58,57	46,20
14	33,42	41,87	39,68	48,70	40,92
15	29,92	37,45	35,69	44,54	36,90
16	26,54	42,54	22,84	32,51	31,11
17	32,79	28,60	35,04	33,82	32,56
18	31,16	35,10	30,02	35,72	33,00
19	29,35		21,22	35,15	28,57

<u>Generaciones</u>	<u>L1²_A</u>	<u>L2²_B</u>	<u>L3²_A</u>	<u>L4²_B</u>	<u>Promedio</u>
12	32,94	52,88	45,43	41,81	43,27
13	42,61	42,14	57,78	43,38	46,48
14	36,21	29,07	42,52	42,08	37,47
15	23,00	29,36	36,24	36,99	31,40
16	26,56	43,94	29,45	22,03	30,50
17	13,80	45,80	22,88	40,75	30,81
18	34,81	31,20	36,61	39,59	35,55
19	35,48		28,15	24,20	29,28

TABLA 26A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS
DE DOS VIAS

COEFICIENTES DE VARIACION

Generaciones	$S1_A^2$	$S2_A^2$	$S3_B^2$	$S4_B^2$
12	43,92	52,85	61,70	51,80
13	60,11	36,39	59,90	38,47
14	59,44	22,33	60,76	43,34
15	42,58	26,45	43,76	27,20
16	39,27	33,00	42,37	36,77
17	66,61	31,82	35,53	37,34
18	41,96	24,85	34,45	38,34
19	21,02		35,75	37,93

Generaciones	$S5_A^2$	$S6_B^2$	$S7_A^2$	$S8_B^2$	Promedio
12	44,83	61,94	42,81	55,39	51,91
13	43,33	61,11	48,02	46,54	49,23
14	49,99	50,48	58,61	53,03	49,75
15	46,88	53,47	39,04	31,50	38,86
16	34,71	49,61	34,56		
17	42,08	45,85	36,45	34,97	41,33
18	37,93	53,35	25,11	38,24	36,78
19	34,93		30,04	54,18	35,64

TABLA 27A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS DE
DOS VIAS

DIFERENCIALES DE SELECCION (OBSERVADOS)

<u>Generaciones</u>	<u>C1_A²</u>	<u>C2_B²</u>	<u>C3_A²</u>	<u>C4_B²</u>	<u>Promedio</u>
12	20,33	27,99	25,13	37,08	27,63
13	22,10	30,35	26,40	35,49	28,59
14	20,15	29,97	27,36	35,17	28,16
15	20,64	27,18	26,01	33,08	26,73
16	19,54	24,07	23,58	34,84	25,51
17	15,59	13,59	25,66	16,91	17,94
18	22,34		15,99	9,25	15,86

<u>Generaciones</u>	<u>L1_A²</u>	<u>L2_B²</u>	<u>L3_A²</u>	<u>L4_B²</u>	<u>Promedio</u>
12	14,27	26,08	19,11	16,06	18,88
13	21,08	22,62	24,31	25,93	23,49
14	22,96	17,64	19,14	25,01	21,19
15	15,30	21,15	23,82	19,46	19,93
16	18,83	5,80	20,03	18,83	15,87
17	0	18,28	6,50	18,24	10,76
18	0		21,48	19,77	13,75

TABLA 28A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS.

DIFERENCIALES DE SELECCION (OBSERVADOS)

<u>Generación</u>	<u>$s1_A^2$</u>	<u>$s2_B^2$</u>	<u>$s3_A^2$</u>	<u>$s4_B^2$</u>
12	21,57	32,28	24,50	21,88
13	26,11	26,97	18,11	15,52
14	25,75	17,43	26,67	12,26
15	21,37	24,39	25,99	20,38
16	25,21	13,85	30,95	25,94
17	9,26	22,60	9,06	20,56
18	26,43		5,94	27,65

<u>Generación</u>	<u>$s5_A^2$</u>	<u>$s6_B^2$</u>	<u>$s7_A^2$</u>	<u>$s8_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	21,92	19,33	20,00	14,16	21,96
13	21,40	24,28	24,00	24,92	22,66
14	27,82	22,43	28,90	30,28	23,94
15	20,45	29,03	26,94	22,84	23,92
16	30,10	22,04	22,03	24,54	24,33
17	23,04	24,18	23,43	21,76	19,24
18	22,46		21,91	21,95	21,06

TABLA 29A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION : CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS.

DIFERENCIALES DE SELECCION (PONDERADOS)

<u>Generaciones</u>	<u>$C1_A^2$</u>	<u>$C2_B^2$</u>	<u>$C3_A^2$</u>	<u>$C4_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	19,86	27,89	24,93	35,68	27,09
13	20,83	30,43	25,99	35,29	28,14
14	20,87	30,30	27,71	33,20	28,02
15	20,78	27,54	26,15	33,08	26,89
16	20,27	18,06	23,83	29,75	22,98
17	15,76	14,19	26,98	20,58	19,38
18	20,10		17,08	9,18	15,45

<u>Generaciones</u>	<u>$L1_A^2$</u>	<u>$L2_B^2$</u>	<u>$L3_A^2$</u>	<u>$L4_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	12,64	24,96	19,74	19,96	19,33
13	21,19	22,27	24,83	24,94	23,31
14	22,48	17,66	19,19	24,65	20,99
15	13,67	26,75	23,95	19,30	20,92
16	18,56	8,02	23,28	20,74	17,65
17	-5,66	25,05	6,39	17,25	10,76
18	-11,39		23,67	18,22	10,17

TABLA 30A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS DE DOS VIAS.

DIFERENCIALES DE SELECCION (PONDERADOS)

<u>Generaciones</u>	<u>$S1_A^2$</u>	<u>$S2_B^2$</u>	<u>$S3_A^2$</u>	<u>$S4_B^2$</u>
12	21,79	32,28	26,27	21,99
13	27,34	26,97	15,26	15,88
14	25,80	17,43	27,43	12,26
15	21,60	22,82	25,48	20,10
16	25,90	14,63	26,00	24,09
17	15,59	21,78	-3,37	20,56
18	28,32		0,20	27,68

<u>Generaciones</u>	<u>$S5_A^2$</u>	<u>$S6_B^2$</u>	<u>$S7_A^2$</u>	<u>$S8_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	21,42	19,33	19,11	14,91	22,14
13	21,26	23,98	21,16	25,08	22,12
14	26,32	22,43	31,03	30,18	24,11
15	20,49	28,45	24,83	22,87	23,33
16	32,42	22,48	21,90	25,22	24,08
17	27,60	23,56	22,18	22,14	18,76
18	25,83		21,61	21,76	20,90

TABLA 31A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
DIFERENCIALES DE SELECCION (ESPERADOS)

<u>Generaciones</u>	<u>C1_A²</u>	<u>C2_B²</u>	<u>C3_A²</u>	<u>C4_B²</u>	<u>Promedio</u>
12	23,15	27,87	31,18	33,99	29,05
13	21,70	31,39	31,28	33,06	29,36
14	22,01	39,11	32,21	38,52	32,96
15	22,43	35,41	34,13	34,72	31,67
16	24,02	39,06	30,10	45,85	34,76
17	20,56	18,50	37,57	36,19	28,21
18	29,38		21,03	17,21	22,54

<u>Generaciones</u>	<u>L1_A²</u>	<u>L2_B²</u>	<u>L3_A²</u>	<u>L4_B²</u>	<u>Promedio</u>
12	16,85	25,71	19,26	21,21	20,76
13	21,68	26,50	25,50	26,00	24,92
14	28,30	18,27	21,69	27,81	24,02
15	18,78	27,81	24,64	27,70	24,73
16	30,89	16,97	32,91	23,84	26,15
17	11,35	27,27	7,71	19,71	16,51
18	18,05		24,40	33,43	25,29

TABLA 32A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
DIFERENCIALES DE SELECCION (ESPERADOS)

<u>Generaciones</u>	<u>S1²_A</u>	<u>S2²_B</u>	<u>S3²_A</u>	<u>S4²_B</u>
12	24,10	31,64	28,15	26,66
13	30,41	31,77	22,96	16,48
14	31,18	20,56	28,74	28,46
15	22,31	29,94	29,53	21,37
16	32,09	23,73	52,21	33,82
17	22,39	34,13	18,67	24,10
18	39,31	-	0,00	32,18

<u>Generaciones</u>	<u>S5²_A</u>	<u>S6²_B</u>	<u>S7²_A</u>	<u>S8²_B</u>	<u>Promedio</u>
12	24,97	18,27	25,29	18,21	24,66
13	22,36	26,49	27,51	26,33	25,54
14	32,19	22,26	28,88	29,80	27,76
15	21,30	32,22	25,08	26,62	26,05
16	31,27	24,23	31,31	29,64	32,29
17	34,17	28,46	27,20	26,93	27,01
18	33,25		23,71	26,33	25,80

TABLA 33A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS
DE DOS VIAS

VARIANZA FAMILIAR ⁽¹⁾

<u>Generaciones</u>	<u>C1_A²</u>	<u>C2_B²</u>	<u>C3_A²</u>	<u>C4_B²</u>	<u>Promedio</u>
12	24,30		107,04		65,67
13	86,76	182,05	-	100,88	123,23
14	107,29	123,83	165,78	175,97	143,22
15	79,34	216,79	40,32	89,08	106,38
16	39,37	-	223,85	75,87	113,03
17	-	143,89	133,32	-	138,61
18	65,33	116,66	-	-	91,00
19	23,93		110,47	32,21	55,55

<u>Generaciones</u>	<u>L1_A²</u>	<u>L2_B²</u>	<u>L3_A²</u>	<u>L4_B²</u>	<u>Promedio</u>
12	55,63		89,35		67,99
13	38,21	158,67	127,39	66,62	97,70
14	152,34	61,88	37,20	166,10	104,38
15	-	105,49	46,33	1,01	50,94
16	40,57	44,47	235,96	29,75	87,69
17	-	93,86	-	302,23	198,05
18	-	221,63	133,97	66,17	140,59
19	-		-	61,69	61,69

(1) Los valores que faltan corresponden a estimaciones negativas de la varianza.

TABLA 34A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS
DE DOS VIAS

VARIANZA FAMILIAR (1)

<u>Generaciones</u>	<u>$s1_A^2$</u>	<u>$s2_B^2$</u>	<u>$s3_A^2$</u>	<u>$s4_B^2$</u>
12	10,88		13,09	
13	75,75	117,77	180,46	119,23
14	-	25,26	169,10	120,58
15	122,64	87,51	54,35	21,45
16	44,21	5,33	272,62	25,08
17	366,13	97,48	669,65	177,44
18	79,65	13,98	-	146,78
19	-		76,60	198,98

<u>Generaciones</u>	<u>$s5_A^2$</u>	<u>$s6_B^2$</u>	<u>$s7_A^2$</u>	<u>$s8_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	-		-		11,99
13	-	65,54	32,92	124,16	102,26
14	119,23	12,76	145,51	35,95	89,77
15	35,01	-	117,83	78,61	73,91
16	61,16	26,98	97,93	-	76,19
17	109,81	65,31	89,34	68,90	205,51
18	20,15	60,22	45,64	-	61,07
19	-		55,01	8,02	84,65

(1) Los valores que faltan corresponden a estimaciones negativas de la varianza.

TABLA 35A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS
DE DOS VIAS

VARIANZA RESIDUAL

<u>Generaciones</u>	<u>$C1_A^2$</u>	<u>$C2_B^2$</u>	<u>$C3_A^2$</u>	<u>$C4_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	272,96		449,90		361,43
13	165,15	408,90	560,70	560,70	432,79
14	150,45	599,68	404,98	538,17	423,32
15	244,43	496,37	624,22	678,93	421,07
16	217,47	870,87	220,28	645,19	488,45
17	417,86	467,46	593,10	702,50	545,23
18	308,39	470,40	572,01	700,94	512,94
19	288,10		189,61	546,52	341,41

<u>Generaciones</u>	<u>$L1_A^2$</u>	<u>$L2_B^2$</u>	<u>$L3_A^2$</u>	<u>$L4_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	211,59		159,30		185,45
13	280,23	230,93	255,54	326,29	273,25
14	242,17	135,60	232,65	300,77	227,80
15	179,80	167,87	282,03	416,00	261,43
16	291,03	536,15	157,91	184,86	292,49
17	111,88	426,86	184,04	338,02	265,20
18	714,17	142,41	254,78	505,97	404,33
19	508,07		301,23	210,06	339,79

TABLA 36A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS
DE DOS VIAS

VARIANZA RESIDUAL

<u>Generaciones</u>	<u>$s1_A^2$</u>	<u>$s2_B^2$</u>	<u>$s3_A^2$</u>	<u>$s4_B^2$</u>
12	279,71		304,34	
13	468,30	423,48	272,62	144,98
14	512,53	199,70	379,34	356,29
15	229,66	303,93	499,84	205,46
16	375,93	518,03	444,47	541,63
17	657,93	445,05	257,14	476,38
18	491,31	245,43	1491,79	493,31
19	199,57		501,26	442,52

<u>Generaciones</u>	<u>$s5_A^2$</u>	<u>$s6_B^2$</u>	<u>$s7_A^2$</u>	<u>$s8_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	302,32		350,14		309,13
13	318,73	285,50	320,31	315,64	318,70
14	273,31	269,70	373,09	452,16	352,02
15	482,45	561,03	266,30	303,54	356,53
16	405,94	303,53	425,96	446,72	432,78
17	568,95	403,89	410,86	394,23	451,80
18	646,71	452,88	238,48	360,01	552,49
19	435,84		339,64	643,13	426,99

TABLA 37A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS
DE DOS VIAS

VARIANZA FENOTIPICA

<u>Generaciones</u>	<u>$C1_A^2$</u>	<u>$C2_B^2$</u>	<u>$C3_A^2$</u>	<u>$C4_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	297,27		556,94		427,11
13	251,92	590,95	560,70	697,28	525,21
14	257,75	723,51	570,76	714,14	566,54
15	323,77	713,16	664,54	768,02	617,37
16	256,84	870,87	444,13	721,06	573,23
17	417,86	551,36	726,42	702,50	599,54
18	373,72	587,06	572,01	700,94	558,43
19	312,07		300,08	578,73	396,96

<u>Generaciones</u>	<u>$L1_A^2$</u>	<u>$L2_B^2$</u>	<u>$L3_A^2$</u>	<u>$L4_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	267,21		239,65		253,43
13	318,44	389,60	382,83	392,91	370,95
14	394,51	197,48	269,86	466,87	332,18
15	179,80	273,37	328,36	417,01	299,64
16	331,61	580,62	393,88	214,61	380,18
17	111,88	520,72	184,04	640,24	364,22
18	714,17	364,04	388,75	572,14	509,78
19	508,07		301,23	271,75	360,35

TABLA 38A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION: CRUZAMIENTOS
DE DOS VIAS

VARIANZA FENOTIPICA

<u>Generaciones</u>	<u>$S1_A^2$</u>	<u>$S2_B^2$</u>	<u>$S3_A^2$</u>	<u>$S4_B^2$</u>
12	290,58		317,44	
13	544,05	541,25	453,08	264,21
14	512,53	224,96	548,44	476,87
15	352,30	391,44	554,19	226,90
16	420,13	523,36	717,10	566,71
17	1024,05	542,52	926,79	653,82
18	570,95	259,41	1491,79	640,09
19	199,57		577,86	641,51

<u>Generaciones</u>	<u>$S5_A^2$</u>	<u>$S6_B^2$</u>	<u>$S7_A^2$</u>	<u>$S8_B^2$</u>	<u>Promedio</u>
12	302,32		350,14		315,12
13	318,73	351,04	353,23	439,81	408,18
14	392,54	282,46	518,61	488,11	430,57
15	517,46	561,03	384,14	382,14	421,20
16	467,11	330,51	523,88	446,72	499,44
17	678,76	469,21	500,20	463,14	657,31
18	666,86	513,10	284,12	360,01	598,29
19	435,84		448,65	643,13	491,09

TABLA 39A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS

MEDIAS

<u>Generaciones</u>	<u>C1⁴</u>	<u>C2⁴</u>	<u>Promedio</u>	<u>L1⁴</u>	<u>L2⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	74,61	74,95	74,78	66,90	65,54	66,22
21	73,83	72,65	73,24	66,45	60,78	63,62
22	73,10	84,60	78,85	71,76	70,69	71,23
23	81,03	83,05	82,04	77,74	69,77	73,76
24	78,75	76,94	77,85	70,59	65,40	68,00
25	89,19	81,89	85,54	80,15	83,14	81,65
26	75,63	82,93	79,28	81,71	73,93	77,82
27	91,63	97,78	94,51	90,68	76,83	83,76
28	83,21	99,64	91,43	88,06	80,53	84,30
29	91,47	97,54	94,51	91,51	90,81	91,16

<u>Generaciones</u>	<u>S1⁴</u>	<u>S2⁴</u>	<u>S3⁴</u>	<u>S4⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	58,63	72,19	66,63	44,91	60,59
21	53,72	76,66	67,35	51,74	62,37
22	72,23	80,39	72,63	60,58	71,46
23	63,78	81,74	86,00	59,71	72,81
24	65,06	80,06	69,53	63,97	69,66
25	78,53	87,06	80,11	67,27	78,24
26	72,35	86,25	78,46	69,01	76,52
27	88,25	91,69	89,44	80,33	87,43
28	80,83	82,11	88,63	78,40	82,49
29	91,32	92,90	97,84	89,75	92,95

TABLA 40A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS

VARIANZAS

<u>Generaciones</u>	<u>C1⁴</u>	<u>C2⁴</u>	<u>Promedio</u>	<u>L1⁴</u>	<u>L2⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	638,73	687,08	630,35	345,58	449,94	397,76
21	331,13	636,54	483,84	307,67	341,96	324,82
22	443,78	634,88	539,33	306,05	409,92	357,99
23	491,22	478,14	484,68	349,50	500,07	424,79
24	436,99	621,55	529,27	435,19	469,65	452,42
25	444,45	714,72	579,59	355,74	272,33	314,04
26	454,94	423,87	439,41	469,45	417,72	443,59
27	488,22	528,46	508,34	234,78	503,77	369,28
28	912,40	662,08	787,24	213,74	910,71	562,23
29	638,73	1107,59	873,19	337,18	1130,08	733,63

<u>Generaciones</u>	<u>S1⁴</u>	<u>S2⁴</u>	<u>S3⁴</u>	<u>S4⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	885,43	643,67	507,32	492,05	632,12
21	428,01	439,41	389,51	414,31	417,81
22	741,46	245,04	596,87	469,33	513,18
23	434,13	285,89	591,95	443,70	438,92
24	641,00	446,06	598,53	451,69	534,32
25	609,66	408,08	486,12	712,12	554,00
26	679,09	607,25	668,68	636,28	647,83
27	611,12	272,30	514,87	450,32	462,15
28	846,73	677,31	642,57	864,46	757,77
29	793,03	544,84	442,29	474,68	563,71

TABLA 41A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS

COEFICIENTES DE VARIACION

<u>Generaciones</u>	<u>C1⁴</u>	<u>C2⁴</u>	<u>Promedio</u>	<u>L1⁴</u>	<u>L2⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	32,10	34,97	33,54	27,79	32,36	30,08
21	24,65	34,73	28,19	26,40	30,42	28,41
22	28,82	29,78	29,30	24,38	28,64	26,51
23	27,35	26,33	26,84	24,05	32,05	28,05
24	26,55	32,40	29,48	29,55	33,14	31,35
25	23,64	32,65	28,15	23,53	19,85	21,69
26	28,20	24,83	26,52	26,52	27,65	27,09
27	24,11	23,61	23,86	16,90	29,21	23,06
28	36,30	25,82	31,06	16,60	37,47	27,04
29	27,63	34,12	30,88	20,07	37,02	28,55

<u>Generaciones</u>	<u>S1⁴</u>	<u>S2⁴</u>	<u>S3⁴</u>	<u>S4⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	50,75	35,14	33,80	49,39	42,27
21	38,51	27,34	29,30	39,34	33,62
22	37,70	19,47	33,64	35,76	31,64
23	32,67	20,69	28,29	35,28	29,23
24	38,91	26,38	35,19	33,22	33,43
25	31,44	23,20	27,52	39,67	30,46
26	36,02	28,57	32,96	36,55	33,52
27	28,01	18,00	25,37	26,42	24,45
28	36,00	31,70	28,60	37,50	33,45
29	30,84	25,13	23,09	24,28	25,84

TABLA 42A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS

DIFERENCIALES DE SELECCION (OBSERVADO)

<u>Generaciones</u>	<u>C1⁴</u>	<u>C2⁴</u>	<u>Promedio</u>	<u>L1⁴</u>	<u>L2⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	27,52	35,80	31,66	23,68	28,63	26,16
21	20,54	25,98	23,26	21,47	19,93	20,70
22	22,19	27,57	24,88	20,87	24,31	22,59
23	25,01	21,83	23,42	23,51	24,86	24,19
24	22,92	28,85	25,89	22,87	21,22	22,05
25	21,10	22,44	21,77	18,93	15,86	17,40
26	22,16	25,36	23,76	17,09	21,36	19,23
27	24,66	23,58	24,12	17,49	23,67	20,58
28	26,25	19,94	23,10	21,07	4,08	12,58

<u>Generaciones</u>	<u>S1⁴</u>	<u>S2⁴</u>	<u>S3⁴</u>	<u>S4⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	41,41	32,14	31,54	32,01	34,28
21	26,49	24,51	25,94	28,05	26,25
22	33,19	18,28	26,50	24,75	25,68
23	24,14	21,30	25,00	27,17	24,40
24	36,81	25,19	30,26	24,99	29,31
25	27,11	21,65	26,10	29,81	26,17
26	26,19	21,21	25,33	29,86	25,65
27	25,13	18,94	20,94	24,80	22,45
28	32,21	19,35	23,70	24,39	24,91

TABLA 43A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS

DIFERENCIALES DE SELECCION (PONDERADO)

<u>Generaciones</u>	<u>C1⁴</u>	<u>C2⁴</u>	<u>Promedio</u>	<u>L1⁴</u>	<u>L2⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	27,52	36,30	31,91	23,63	29,06	26,35
21	19,58	26,38	22,98	21,45	19,37	20,41
22	22,87	29,82	26,35	21,00	24,30	22,65
23	25,25	21,83	23,54	23,55	24,16	23,86
24	22,93	30,20	26,57	24,37	23,09	23,73
25	21,84	23,72	22,78	19,45	17,24	18,35
26	21,90	26,24	24,07	12,72	21,71	17,22
27	23,21	24,43	23,82	17,26	24,80	21,03
28	26,23	24,14	25,19	20,11	-2,26	8,93

<u>Generaciones</u>	<u>S1⁴</u>	<u>S2⁴</u>	<u>S3⁴</u>	<u>S4⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	41,97	32,24	31,56	32,10	31,97
21	26,66	24,68	25,18	28,64	26,29
22	33,56	18,28	25,36	24,08	25,32
23	23,37	19,93	20,92	28,11	23,08
24	37,60	25,40	29,91	24,22	29,28
25	27,91	21,11	27,19	30,22	26,61
26	27,53	21,01	35,46	28,48	28,12
27	25,10	17,92	21,62	25,78	22,61
28	32,37	18,73	24,24	25,89	25,31

TABLA 44A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS

DIFERENCIALES DE SELECCION (ESPERADOS)

<u>Generaciones</u>	<u>C1⁴</u>	<u>C2⁴</u>	<u>Promedio</u>	<u>L1⁴</u>	<u>L2⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	35,30	38,49	36,90	27,10	31,97	29,54
21	26,52	33,00	29,76	24,21	24,10	24,16
22	28,00	37,88	32,94	24,62	27,89	26,26
23	28,17	28,09	28,13	24,12	28,99	26,56
24	28,69	38,43	33,56	29,48	30,93	30,21
25	29,04	25,78	27,41	27,18	19,90	23,54
26	24,14	28,63	26,39	21,03	24,68	22,86
27	30,99	39,54	35,27	20,58	39,76	30,17
28	39,84	26,37	33,11	19,79	26,89	23,34

<u>Generaciones</u>	<u>S1⁴</u>	<u>S2⁴</u>	<u>S3⁴</u>	<u>S4⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	45,21	38,05	33,37	31,30	36,98
21	28,03	29,93	29,59	28,79	29,09
22	39,01	19,51	33,08	27,66	29,82
23	25,50	24,64	28,28	30,47	27,22
24	35,03	26,84	34,33	25,93	30,53
25	36,19	30,96	31,15	34,65	33,24
26	30,84	24,94	33,08	35,57	31,11
27	31,09	26,09	29,77	31,24	29,55
28	40,26	24,28	30,01	33,17	31,93

TABLA 45A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS

VARIANZA FAMILIAR ⁽¹⁾

<u>Generaciones</u>	<u>C1⁴</u>	<u>C2⁴</u>	<u>Promedio</u>	<u>L1⁴</u>	<u>L2⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	110,63	144,03	127,33	111,26	111,75	111,51
21	30,74	245,14	137,94	90,33	8,23	49,28
22	16,42	88,56	52,49	97,10	102,22	99,66
23	181,22	9,16	95,19	6,59	156,97	81,78
24	66,33	202,58	134,46	86,81	101,36	94,09
25	19,44	-	19,44	69,01	8,73	38,87
26	98,53	54,53	76,53	100,94	16,98	58,96
27	76,09	12,27	44,18	66,09	20,12	43,11
28	301,14	212,83	150,58	21,00	-	21,00
29	105,14	131,66	118,40	37,91	219,84	128,88

<u>Generaciones</u>	<u>S1⁴</u>	<u>S2⁴</u>	<u>S3⁴</u>	<u>S4⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	125,68	196,52	40,95	219,30	145,61
21	55,35	145,90	91,72	41,70	83,67
22	84,34	-	87,24	3,48	58,35
23	58,70	42,43	245,37	15,07	90,39
24	133,49	4,96	129,08	23,09	72,66
25	34,01	141,90	63,83	-	79,91
26	163,88	104,81	2,60	109,36	95,16
27	9,64	29,03	55,18	51,19	36,26
28	89,62	-	213,39	50,22	117,74
29	127,06	-	4,24	90,21	73,84

(1) Los valores que faltan corresponden a estimaciones negativas de la varianza

TABLA 46A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS.

VARIANZA RESIDUAL

<u>Generaciones</u>	<u>C1⁴</u>	<u>C2⁴</u>	<u>Promedio</u>	<u>L1⁴</u>	<u>L2⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	465,21	544,12	504,66	238,17	339,10	288,64
21	301,43	401,28	351,36	220,37	334,07	277,22
22	427,98	549,42	488,70	212,17	311,45	261,81
23	316,70	469,38	393,04	343,14	348,63	345,89
24	373,09	426,89	399,99	351,50	371,84	361,67
25	425,73	765,73	595,73	289,62	263,99	276,80
26	359,62	375,53	367,58	373,18	406,66	389,92
27	414,79	516,69	465,74	172,86	484,40	328,63
28	622,23	466,85	544,54	265,94	1190,22	728,08
29	573,11	981,04	759,08	300,55	930,03	615,29

<u>Generaciones</u>	<u>S1⁴</u>	<u>S2⁴</u>	<u>S3⁴</u>	<u>S4⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	762,97	448,47	467,41	274,38	488,31
21	374,60	298,62	300,86	374,01	337,02
22	659,93	258,43	513,31	465,97	474,41
23	377,57	244,89	356,63	429,14	352,06
24	512,08	441,28	473,68	429,53	464,14
25	576,96	271,47	424,71	720,09	498,31
26	522,10	508,02	666,18	530,65	556,74
27	608,58	244,50	462,24	401,20	429,13
28	767,69	690,97	439,13	816,46	678,56
29	670,37	597,77	438,20	387,82	523,54

TABLA 47A

PARAMETROS DE LAS LINEAS DURANTE LA SELECCION:
CRUZAMIENTOS DE CUATRO VIAS.

VARIANZA FENOTIPICA

<u>Generaciones</u>	<u>C1⁴</u>	<u>C2⁴</u>	<u>Promedio</u>	<u>L1⁴</u>	<u>L2⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	574,85	688,15	632,00	349,43	450,85	400,14
21	332,17	646,42	489,30	310,70	342,30	326,50
22	444,40	637,98	541,19	309,28	413,66	361,47
23	497,91	478,55	488,23	349,73	505,60	427,67
24	439,42	629,47	534,45	438,30	473,19	455,75
25	445,16	765,73	605,45	358,63	272,72	315,68
26	444,40	637,98	541,19	309,28	413,66	361,47
27	497,91	478,55	488,23	349,73	505,60	427,67
28	439,42	629,47	534,45	438,30	473,19	455,75
29	445,16	765,73	605,45	358,63	272,72	315,68

<u>Generaciones</u>	<u>S1⁴</u>	<u>S2⁴</u>	<u>S3⁴</u>	<u>S4⁴</u>	<u>Promedio</u>
20	888,65	644,99	508,36	493,68	633,92
21	429,95	444,52	392,58	415,71	420,69
22	744,27	258,43	600,55	469,45	518,18
23	436,27	287,32	601,99	444,22	442,45
24	645,57	446,24	602,76	452,63	536,80
25	610,96	413,37	488,54	720,09	558,24
26	744,27	258,43	600,55	469,45	518,18
27	436,27	287,32	601,99	444,22	442,45
28	645,57	446,24	602,76	452,63	536,80
29	610,96	413,37	488,54	720,09	558,24